

**Untersuchungen über Leistungen und Bau der Nase  
des südafrikanischen Krallenfrosches *Xenopus laevis*  
(Daudin, 1803)**

**Inaugural-Dissertation**

zur Erlangung der Doktorwürde der Naturwissenschaftlichen  
Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität zu München

Vorgelegt von  
**Helmut Altner**  
aus Breslau

1961

1. Berichterstatter: Prof. Dr. H. Kahmann

2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. Autrum

Tag der mündlichen Prüfung: 22. 11. 1961



Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

UNTERSUCHUNGEN ÜBER LEISTUNGEN UND BAU DER NASE  
DES SÜDAFRIKANISCHEN KRALLenfROSCHEs  
*XENOPUS LAEVIS* (DAUDIN, 1803)\*

Von

HELMUT ALTNER

Mit 13 Textabbildungen

(Eingegangen am 22. November 1961)



---

\* Herrn Prof. Dr. H. KAHMANN danke ich für die Anregung zu der Arbeit, Herrn Prof. Dr. H. AUTRUM für die Überlassung eines Arbeitsplatzes und sein stetes Interesse.

## Inhaltsverzeichnis

|                                                                               | Seite |
|-------------------------------------------------------------------------------|-------|
| A. Einleitung und Problemstellung . . . . .                                   | 272   |
| B. Die Leistungen des Geruchssinnes . . . . .                                 | 274   |
| I. Bemerkungen zur Dressur . . . . .                                          | 274   |
| 1. Methodik . . . . .                                                         | 274   |
| 2. Lernfähigkeit und Dressurgedächtnis . . . . .                              | 276   |
| 3. Die untersuchten Duftstoffe . . . . .                                      | 277   |
| 4. Die Auswertung der Versuchsergebnisse . . . . .                            | 277   |
| II. Die Ergebnisse der Schwellenbestimmungen . . . . .                        | 278   |
| 1. Besprechung der einzelnen Werte . . . . .                                  | 278   |
| a) $\beta$ -Phenyläthylalkohol S. 278. — b) $\gamma$ -Phenylpropylalkohol     |       |
| S. 280. — c) Terpineol S. 281. — d) Citral S. 281. — e) $\beta$ -Ionon        |       |
| S. 282.                                                                       |       |
| 2. Vergleich der Werte mit denen von anderen Wirbeltieren . . . . .           | 283   |
| 3. Die jahreszeitliche Änderung der Riechschwelle . . . . .                   | 285   |
| III. Versuche zur Analyse eines Duftgemisches . . . . .                       | 287   |
| C. Die Ventilation der Nase von <i>Xenopus laevis</i> . . . . .               | 289   |
| I. Untersuchung der Nasenpulsationen: bewegte Teile und ventilierte           |       |
| Kammern . . . . .                                                             | 289   |
| II. Die Medien in den Nasenräumen . . . . .                                   | 293   |
| III. Der Ein- und Ausstrom des Nasenwassers . . . . .                         | 294   |
| D. Untersuchungen zur Histologie der Nase von <i>Xenopus laevis</i> . . . . . | 295   |
| I. Material und Methoden . . . . .                                            | 295   |
| II. Die Verteilung der Riechzellen und Riechzellentypen . . . . .             | 296   |
| III. Das Ergebnis der Schleimfärbungen . . . . .                              | 299   |
| IV. Das Jacobsonsche Organ . . . . .                                          | 300   |
| E. Die biologische Bedeutung des Geruchssinnes . . . . .                      | 301   |
| Zusammenfassung . . . . .                                                     | 303   |
| Literatur . . . . .                                                           | 304   |

### A. Einleitung und Problemstellung

Exakte Untersuchungen über die Leistungsfähigkeit des Geruchssinnes bei Wirbeltieren sind bisher nur an Säugetieren (Hund, NEUHAUS 1953, 1954, 1955, 1956, 1957, 1958; und Wanderratte, GRUCH 1957) und

Fischen (Elritze, NEURATH 1949; TEICHMANN 1959; Aal, TEICHMANN 1957, 1959; und Regenbogenforelle, TEICHMANN 1959) unternommen worden.

Bei Amphibien wurde bisher bei einer Reihe von Arten nur nachgewiesen, daß die Nase als echtes Geruchsorgan arbeitet: *Diemyctilus viridescens* (COPELAND 1913), *Triturus vulgaris*, *Tr. cristatus* und *Tr. alpestris* (MATTHES 1924a und b), *Siredon (Amblystoma) mexicanum* (NICHOLAS 1922) und *Bufo americanus* (RISSER 1914). Bei Ausschaltung der Nase mittels Durchtrennung des Nervus olfactorius blieben die Reaktionen auf Geruchsstoffe aus.

Mit Hilfe von Potentialableitungen vom Riechepithel und vom Bulbus olfactorius bei *Rana temporaria* studierte OTTOSON (1956, 1959) die Antworten der Chemorezeptoren und sekundärer Neurone auf eine Reizung mit duftstoffhaltiger Luft. EIBL-EIBESFELDT (1949) beschreibt Reaktionen auf Schreckstoff bei Erdkrötenquappen. Die einzige Untersuchung, die sich mit Schwellenbestimmungen befaßt, ist die von GERTZ (1938) an *Triturus*-Arten; doch ergab die angewandte Methode für die getesteten paraffinlöslichen Substanzen (Bromstyrol, Buttersäureäthylester, Amylacetat u. a.) keine genauen Zahlenwerte, sondern nur Anhaltspunkte für die „Größenordnung für die Riechschärfe“ der Molche, da die Duftstoffe beim Einbringen ins Wasser „eine nicht kontrollierbare Verdünnung erfuhren“. Die hierbei ermittelten Werte sind kaum geeignet, zum Vergleich herangezogen zu werden. Weitere Untersuchungen über Riechschwellen bei Amphibien liegen bisher nicht vor.

Für quantitative Untersuchungen schien der Krallenfrosch ein günstiges Objekt zu sein. Über seine Sinnesleistungen ist durch die Arbeiten von KRAMER (1933; allgemeine Sinnesleistungen), DIJKGRAAF (1947, 1956; Seitenlinie), BURGERS (1952; Farbensehen) und SCHIMMLER (1952; Formensehen) eine Reihe von Daten bekanntgeworden. KRAMER (1933) bringt auch Ergebnisse von Versuchen über Geruch und Geschmack. Er beschreibt eine erstaunliche Riechschärfe für biologisch bedeutsame Düfte, wie z. B. Mehlwurmduft. Es wird gezeigt, daß *Xenopus* in der Lage ist, sich im Konzentrationsfeld eines Nahrungsduftstoffes phobisch nach dem Prinzip von Versuch und Irrtum zu orientieren und die Duftquelle aufzufinden. KRAMER erkennt dem Geruchssinn bei *Xenopus* eine wesentliche Rolle zu, insbesondere bei der Nahrungssuche. Nach seiner Darstellung haben mechanische und chemische Reize bei der Orientierung die stärkste Bedeutung, die optische Orientierung spielt eine geringere Rolle.

Hauptaufgabe der vorliegenden Untersuchung war die Bestimmung von Riechschwellen für wasserlösliche Duftstoffe mit Dressurversuchen. Daneben wurde versucht, durch Prüfung der Reaktionen auf ein Gemisch zweier Duftstoffe bestimmter Konzentration Aufschlüsse über

den Rezeptionsmechanismus zu erhalten. Quantitative Versuche dieser Art sind bisher nur von NEUHAUS (1956) am Hund unternommen worden.

KRAMER (1933) weist darauf hin, daß bei *Xenopus* im Gegensatz zu wasserlebenden Urodelen (*Triturus*) die Nase durch Oszillationen der Nasenaußenwand ventiliert werde. Bei *Triturus* dagegen wird die Füllung und Entleerung der Nase durch Heben und Senken des Mundbodens erreicht (MATTHES 1924). WILLEM (1930) beschreibt kurz die Respirationsmechanismen von *Xenopus*. Der Ablauf dieser Bewegungen wurde genauer untersucht und die Bedeutung der einzelnen Nasenräume im Zusammenhang mit Luftaufnahme und Chemorezeption zu klären versucht.

Diese Untersuchungen machten es nötig, auch der Histologie der Nase Aufmerksamkeit zuzuwenden, da die eigenen Befunde den Angaben von FÖSKE (1934), der Bau und Entwicklung der Nasenräume bei *Xenopus* untersucht hat, zum Teil widersprachen. Mit Hilfe der die Chemorezeptoren selektiv färbenden Trypanblau-Methode (SEKI 1941; MÜLLER 1955; NEUHAUS 1955) wurden die Typen der Rezeptoren und ihre Verteilung in den Nasenräumen untersucht. Außerdem wurden spezielle Schleimfärbungen durchgeführt, um einen Überblick über die Leistungen der verschiedenen Epithelabschnitte zu gewinnen.

## B. Die Leistungen des Geruchssinnes

### I. Bemerkungen zur Dressur

#### 1. Methodik

Zur Bestimmung von Riechschwellen bei im Wasser lebenden Wirbeltieren wurden bisher zwei Dressurmethoden angewandt; Futter- oder Strafdressuren bei in das Versuchsbecken einfließender Duftlösung (NEURATH 1949; Göz 1941) oder Wahlversuche in der die Thigmotaxis der Versuchstiere ausnutzenden Röhrenanlage von TEICHMANN (1957, 1959). Beide Methoden ließen sich für die Dressur der Krallenfrösche nicht verwenden. Bei der Einstromdressur ist es schwierig, die Konzentration an Duftstoff zu berechnen, die wirklich die Reaktion auslöst. So erschien es günstig, eine Methode zu wählen, bei der auf dem Weg zur Nase keine Verdünnung der Duftlösung mehr eintritt. Dies ermöglicht eine Umsetzdressur, wie sie KRINNER (1935) zur Untersuchung der Geschmacksempfindlichkeit bei Elritzen angewandt hat.

Die Dressur besteht darin, die Versuchstiere zunächst daran zu gewöhnen, daß sie von einem Becken in ein anderes versetzt werden. Von Zeit zu Zeit wird das Tier dabei in eine Duftlösung gesetzt und gefüttert, so daß im Laufe der Andressuren Suchreaktionen in Erwartung der Fütterung sofort nach dem Einsetzen in die Duftlösung auftreten. Auf die erheblichen Schwierigkeiten dieser Dressur bei Elritzen weist schon KRINNER (1935) hin.

Da die Andressuren Schwierigkeiten machten, wurde auch eine Umsetzdressur mit elektrischem Strafreiz (Methode modifiziert nach SCHIEMENZ 1924) unternommen, die jedoch völlig erfolglos blieb. Nach 400 Andressuren bei zwei Versuchstieren war noch keine Spur einer Verknüpfung des Duftreizes mit der Fluchtreaktion, die bei elektrischem Strafreiz deutlich erfolgte, zu beobachten. Eine Gewöhnung der Krallenfrösche an bestimmte Schlupfwinkel war ebenfalls

nicht möglich, so daß eine Dressuranordnung ähnlich der von TEICHMANN (1957, 1959) nicht benutzt werden konnte.

Vor Beginn der Andressuren wurden die Versuchstiere geblendet (Exstirpation des gesamten Bulbus in Urethannarkose), um eine Störung durch optische Reize auszuschalten. Etwa 2 Wochen nach dem Eingriff begann ich die Tiere an das Umsetzen zu gewöhnen. Die Versuchsbecken waren runde Glasschalen, die mit 2 Liter Grundwasser gefüllt wurden (Höhe des Wasserspiegels 5 cm). Zum Umsetzen benutze ich ein Netz aus Perlongewebe. Bei späteren Versuchen wurden die Rundschalen stets vor dem Umsetzen frisch mit Grundwasser gefüllt, um immer gleichartige Bedingungen zu bieten. Die Wassertemperatur schwankte zwischen 12 und 15° C.

Zur Herstellung der verwendeten Duftstofflösungen wurden zunächst Stammlösungen mit einer Verdünnung von einem Teil Duftstoff auf  $10^3$ ,  $10^4$  und  $10^5$  Teile destilliertes Wasser angesetzt. Für die Dressuren wurden — wie beim Umsetzen — mit einem Meßkolben 2 Liter Grundwasser abgemessen, denen nach vorheriger Entnahme der entsprechenden Wassermenge die Stammlösung zugesetzt wurde. Die Duftlösungen wurden mit Meßpipetten übertragen, auf deren peinliche Sauberkeit streng geachtet wurde, um störende Adsorption zu vermeiden. Die Versuchslösungen wurden zu jedem Dressurversuch neu angesetzt, die Stammlösungen wurden im Schwellenbereich alle 2—3 Tage erneuert.

Die Zahl der an einem Tage möglichen Umsetzungen ist begrenzt. Die taktil sehr empfindlichen Krallenfrösche reagieren zunächst heftig mit Flucht und „Wassertreten“ und zeigen erst nach längerer Zeit unmittelbar nach dem Umsetzen ein ungestörtes Verhalten. Während dieser Zeitspanne — im allgemeinen 2 Monate — hungerten die Tiere. Gefüttert wurde erst wieder bei den Andressuren. Bei den Andressuren erwies sich die Verwendung zu hoher Duftkonzentrationen als ungeeignet, da sie von den Fröschen als unangenehm empfunden werden und Schreckreaktionen auslösen. Geeignet war eine Verdünnung von etwa 1:  $10^5$  Teilen Duft/Teile Wasser. Nach Einsetzen in die Duftlösung wurde das Tier 20 sec in Ruhe belassen, dann durch Berührung von Armen oder Beinen zu den charakteristischen Suchreaktionen veranlaßt und mit einigen Stückchen *Tubifex*, die in einer stärker konzentrierten Duftlösung aufbewahrt wurden, gefüttert.

Die Suchreaktion, die taktil sehr leicht auslösbar ist, besteht aus einem ruckartigen Abbiegen des Vorderkörpers nach unten und lebhaften Armbewegungen zum Munde hin, die dazu dienen, das Beuteobjekt zu greifen (vgl. KRAMER 1933). Die Reaktionen werden meist über einige Zeit fortgesetzt.

Nach einer Fütterung in der Duftlösung wurde das Versuchstier in ein 10 Liter-Becken mit dauerndem Wasserdurchlauf für 40—60 min zum Spülen gebracht. Es war nötig, in der Woche mindestens zwei versuchsfreie Tage einzuschalten (vgl. KRINNER 1935 und TEICHMANN 1959); außerdem war es selten möglich, mehr als 5—6 Dressuren und 15—25 Umsetzungen am Tage vorzunehmen, ohne ein Absinken der Leistungen befürchten zu müssen. Die Zahl der Umsetzungen in wechselndem Abstand von 5—20 min zwischen den Dufteinsetzungen wurde ebenfalls variiert. Oft war eine große Zahl von Umsetzungen in reinem Wasser nötig, wenn die Anzahl der fehlerhaften Suchreaktionen im reinen Wasser zu hoch wurde.

Die Versuche begannen stets erst nach 14 Uhr, nachdem sich herausgestellt hatte, daß in den Vormittagsstunden die Arbeitswilligkeit der Frösche nur sehr gering ist und keine brauchbaren Ergebnisse zu erhalten sind. Weitere Störungen ergaben sich häufig durch Erschütterungen in der Umgebung (Türensclagen usw.), die Such- oder Schreckreaktionen auslösten. KRAMER (1933) beschreibt ausführlich die hohe Empfindlichkeit der Krallenfrösche für mechanische Reizung und die Launenhaftigkeit ihrer Reaktionen, Voraussetzungen, die das Gelingen von Dressuren sehr erschweren.

## 2. Lernfähigkeit und Dressurgedächtnis

Besonders ungünstig war die Tatsache, daß nur ein kleiner Teil der Tiere in der Lage war, die Dressuraufgabe zu erlernen. Über die Lernfähigkeit kann erst nach 3—4 Monaten mit Andressuren entschieden werden. Von neun Versuchstieren erlernten nur drei, Nr. 2, 3 und 7, die geforderte Aufgabe. Die übrigen zeigten auch nach längerer Andressur in der Duftlösung nicht mehr Suchreaktionen, als spontan im Wasser erfolgen, oder aber sie antworteten auf jede Versetzung mit Schreckreaktionen, deren Heftigkeit meist mit Dauer der Versuche zunahm, so daß eine Weiterführung der Versuche sinnlos war. Das Versuchstier Nr. 7 zeigte sich im Laufe weiterer Dressuren den Ansprüchen nicht gewachsen: Die Zahl der Fehler bei den Umsetzungen nahm mit zunehmender Verdünnung der Duftlösung so stark zu, daß die Versuche bei dem Zehnfachen des für Nr. 2 und 3 bestimmten Schwellenwertes für den gleichen Stoff ( $\beta$ -Phenyläthylalkohol) abgebrochen werden mußten. Die vorliegenden Ergebnisse stammen von den Versuchstieren Nr. 2 und 3.

Die Lernfähigkeit war auch bei diesen später gut arbeitenden Fröschen recht schlecht. Während Frosch Nr. 7 immerhin schon nach 586 Umsetzungen und 122 Duftseinsetzungen (15. 1. bis 13. 5. 60) die Dressuraufgabe lernte, brauchte Nr. 2, bei dem die Zahl der Versuche wegen seiner Schreckhaftigkeit anfangs besonders niedrig gehalten werden mußte, 891 Umsetzungen und 147 Dressuren (8. 8. 58 bis 30. 6. 59) bis zum Eintreten sicherer Reaktionen bei der Konzentration der Andressur. Bis zum Erreichen des Schwellenbereiches waren weitere 1159 Umsetzungen und 265 Dressuren (1. 7. 59 bis 25. 5. 60) nötig. Diese hohe Zahl an Versuchen ist jedoch wohl in erster Linie bedingt durch das Absinken der Schwellenwerte in den Wintermonaten (s. S. 285). Die Bestimmung der ersten Schwelle erfolgte vom 27. 5. bis 18. 7. 60 mit 336 Umsetzungen und 96 Dressurversuchen. Die Zahl der Versuche bis zur Erlernung der Dressuraufgabe bei dem Versuchstier Nr. 3, das zur gleichen Zeit andressiert wurde, war noch etwas höher, jedoch erwies sich dieses Tier später als das zuverlässigere.

Bemerkenswert ist demgegenüber das ausgezeichnete Dressurgedächtnis der Krallenfrösche. GERTZ (1938) fand bei den von ihm untersuchten *Triturus*-Arten, daß bereits nach 5 Tagen die Dressuraufgabe vergessen ist, weshalb die Tiere beim Übergang vom Wasser zum Land wegen der erforderlichen Umstellung des Riechepithels eine Dressur auf Geruchsstoffe nicht behalten. TEICHMANN (1959) stellte dagegen bei seinen Aalen fest, daß auch eine Pause von 1—2 Monaten der Dressur kaum schadet.

Die beiden arbeitsfähigen Krallenfrösche vertrugen eine Unterbrechung der Versuche bis zu 6 Wochen ohne jede Beeinträchtigung des Dressurerfolges. Tier Nr. 3 arbeitete nach einer Ruhezeit (auch ohne Fütterungen) vom 31. 3. bis 2. 5. 60 (33 Tage) ohne Unterschied weiter; Nr. 2 zeigte nach einer Unterbrechung der Versuche von 42 Tagen nach fünf Dressuren und 22 Umsetzungen wieder ausgezeichnete Reaktionen. Vom 12. 10. 60 bis 1. 2. 61 mußten die Versuche unterbrochen werden. In dieser Zeit wurde alle 2—3 Wochen unter Beigabe des Dressurduftes ohne Umsetzungen gefüttert. Die Tiere arbeiteten nach diesen 16 Wochen ohne Störung weiter.

Die Umdressuren auf einen neuen Duftstoff machten keine Schwierigkeiten. Der neue Stoff wurde mit der Ausgangskonzentration von  $1:10^5$  Teile Duftstoff je Teile Wasser eingeführt und löste meist schon nach wenigen Andressuren die Reaktion aus. Bemerkenswert ist das Verhalten von Frosch Nr. 3, der auf Terpineol, das ihm offensichtlich unangenehm war, schreckhaft reagierte. Bei stärkerer Verdünnung blieben die Reaktionen aus. Als nach 3 Monaten noch keine Änderung des Verhaltens eintrat, wurde auf Citral umdressiert. Diese Dressuren hatten sofort positive Ergebnisse.

### 3. Die untersuchten Duftstoffe

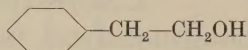
Für die Andressuren und die erste Schwellenbestimmung wurde in allen Fällen  $\beta$ -Phenyläthylalkohol verwandt. Durch die Benutzung des gleichen Duftstoffes für alle Versuchstiere wurde es möglich, individuelle Unterschiede in der Lage des Schwellenwertes zu erfassen.  $\beta$ -Phenyläthylalkohol schien für die Anfangsdressur besonders geeignet wegen der Vergleichsmöglichkeiten mit den Ergebnissen von NEURATH (1949) und TEICHMANN (1959).

Insgesamt wurden fünf wasserlösliche Duftstoffe getestet:

#### 1. $\beta$ -Phenyläthylalkohol:

Molekulargewicht: 122,17

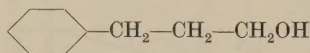
Dichte: 1,0234<sup>13</sup>



#### 2. $\gamma$ -Phenylpropylalkohol:

Molekulargewicht: 136,20

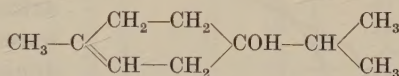
Dichte: 1,007



#### 3. Terpeneol:

Molekulargewicht: 154,27

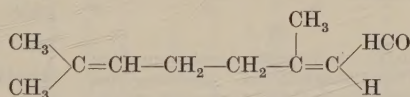
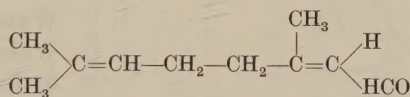
Dichte: 0,926<sup>20</sup>



#### 4. Citral A, Citral B (Gemisch):

Molekulargewicht: 152,24

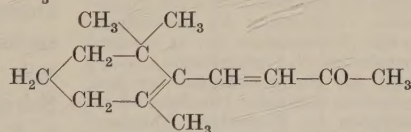
Dichte: 0,899<sup>15</sup>



#### 5. $\beta$ -Ionon:

Molekulargewicht: 192,30

Dichte: 0,946<sup>20</sup>



### 4. Die Auswertung der Versuchsergebnisse

Als Ergebnis wurde das Verhalten der Versuchstiere innerhalb von 60 sec nach erfolgter Umsetzung ausgewertet. Bei Suchreaktionen, die innerhalb dieser Zeit auftreten, kann angenommen werden, daß sie durch den Duftstoff ausgelöst wurden. Innerhalb dieser Kontrollzeit wurde das Verhalten genau protokolliert, um auch zeitliches Einsetzen und Stärke der Reaktionen vergleichen zu können. Die Reaktionen wurden positiv oder negativ bewertet; unklare Reaktionen, wie z. B. ein undeutlicher Ansatz zu Suchbewegungen oder Schreckreaktionen bei Störungen von außen oder bei „Dressurneurose“ wurden ausgeschieden. Mit zunehmender Verdünnung der Testlösungen sank der Anteil der positiven Reaktionen, um schließlich im Bereich des Suchenanteils bei den Umsetzungen von Wasser zu Wasser zu liegen.

In dem Grenzbereich mußte geprüft werden, ob die beiden gefundenen Häufigkeiten von Suchreaktionen verschiedenen Wahrscheinlichkeiten entsprechen. Diese Prüfung erfolgte nach dem  $\chi^2$ -Test in der von VAN DER WAERDEN (1957) angegebenen Form nach der Formel:

$$\chi^2 = \frac{(k_1 n_2 - k_2 n_1)^2 (N - 1)}{K L n_1 n_2}$$

Es bedeuten:  $N = n_1 + n_2$  die Gesamtheit aller Versuche,  $K = k_1 + k_2$  die Gesamtheit aller Versuche mit positivem,  $L = l_1 + l_2$  die Gesamtheit aller Versuche mit negativem Ergebnis.

Die Wahrscheinlichkeit für die Richtigkeit der Hypothese ist:

$$P = 1 - 2\beta = 2\Phi(\chi) - 1$$

bei Annahme einer zugrunde liegenden Normalverteilung.

## II. Die Ergebnisse der Schwellenbestimmungen

### 1. Besprechung der einzelnen Werte

a)  $\beta$ -Phenyläthylalkohol. Die Dressuren wurden mit  $\beta$ -Phenyläthylalkohol als erstem Duftstoff begonnen. Das Versuchstier Nr. 2 zeigte

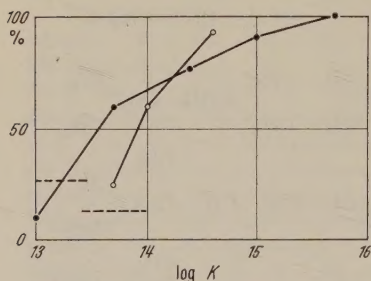


Abb. 1. Die Schwellenbestimmung für  $\beta$ -Phenyläthylalkohol. Abnahme des Anteils der Suchreaktionen mit zunehmender Verdünnung der Dufterlösung. Punkte: Versuchstier Nr. 3; Kreise: Versuchstier Nr. 2; gestrichelte Linien: Anteil der Suchreaktionen bei den Kontrollen. Ordinate: Anteil der Suchreaktionen in Prozenten; Abszisse: Konzentration, Logarithmus der Zahl der Moleküle/cm<sup>3</sup> ( $K$ )

nach 147 Andressuren und 891 Umsetzungen die ersten positiven Reaktionen. Ab Mitte November 1959 waren deutliche Reaktionen bei Verdünnungen bis  $5 \cdot 10^{15}$  Moleküle/cm<sup>3</sup> Wasser (=  $1:10^6$  Teile Duftstoff/Teile Wasser) zu verzeichnen. Die Versuche in der Zeit von Januar bis Anfang Mai 1960 zeigten eine Zunahme des Anteils der positiven Reaktionen. Dieser Anstieg wurde zuerst als Lernvorgang angesehen; im Laufe der weiteren Versuche wurde jedoch deutlich, daß es sich hierbei um eine jahreszeitliche Schwankung der Riechschärfe handelt (s. S. 285). In der Zeit vom 27. 5. bis 18. 7. 60 wurden die Daten für den Schwellenwert gewonnen. Die Schwelle

von Versuchstier Nr. 3 wurde in zwei Abschnitten bestimmt, vom 16. 2. bis 30. 3. und vom 3.—19. 5. 60.

Geprüft wurden die folgenden Konzentrationen (in Molekülen/cm<sup>3</sup>, in Klammern Teile Duftstoff/Teile Wasser):

Tier Nr. 2:  $5 \cdot 10^{15}$  ( $1:10^6$ );  $10^{15}$  ( $1:5 \cdot 10^6$ );  $5 \cdot 10^{14}$  ( $1:10^7$ );  $10^{14}$  ( $1:5 \cdot 10^7$ );  $5 \cdot 10^{13}$  ( $1:10^8$ ).

Tier Nr. 3:  $5 \cdot 10^{15}$  ( $1:10^6$ );  $10^{15}$  ( $1:5 \cdot 10^6$ );  $2,5 \cdot 10^{14}$  ( $1:2 \cdot 10^7$ );  $5 \cdot 10^{13}$  ( $1:10^8$ );  $10^{13}$  ( $1:5 \cdot 10^8$ ).

Tabelle 1 gibt einen Überblick über die Versuchsergebnisse mit Krallenfrosch Nr. 2; Abb. 1 zeigt die Ergebnisse für beide Tiere in graphischer Darstellung. Die individuellen Unterschiede zwischen den beiden Tieren sind gering. Sie nehmen eine Konzentration von  $5 \cdot 10^{13}$  Molekülen/cm<sup>3</sup> Wasser noch wahr; bei Versuchstier Nr. 2 liegt die Häufigkeit der Suchreaktionen (25%,  $n = 20$ ) schon in der Nähe der Häufigkeit

Tabelle 1. Übersicht über die Ergebnisse der Versuche mit  $\beta$ -Phenyläthylalkohol

Versuchstier Nr. 2. Bei den Dressuren: + Suchreaktionen; — keine Suchreaktionen, Ruhe; ? unklare Reaktionen; Konzentrationen:  $5 \cdot 10^{14}$ ,  $10^{14}$  und  $5 \cdot 10^{13}$  Moleküle/cm<sup>3</sup>.

| Tag           | Dressuren         |           |                   |          | Wasserumsetzungen |      |          |
|---------------|-------------------|-----------|-------------------|----------|-------------------|------|----------|
|               | $5 \cdot 10^{14}$ | $10^{14}$ | $5 \cdot 10^{13}$ | <i>n</i> | Suchen            | Ruhe | <i>n</i> |
| 27. 5.        | +                 |           |                   | 4        | 3                 | 14   | 17       |
| 28. 5.        | ++                |           |                   | 2        | 1                 | 7    | 8        |
| 30. 5.        | + ? ? +           |           |                   | 6        | 6                 | 21   | 27       |
| 1. 6.         | +++               |           |                   | 5        | 4                 | 16   | 20       |
| 2. 6.         | ++                |           |                   | 2        | 2                 | 9    | 11       |
| 13. 6.        | +                 |           |                   | 1        |                   | 5    | 5        |
| 14. 6.        | +                 | ++        |                   | 3        | 1                 | 12   | 13       |
| 15. 6.        |                   | ++        |                   | 2        |                   | 8    | 8        |
| 16. 6.        | +                 | + ?       |                   | 3        |                   | 10   | 10       |
| 20. 6.        | -+                | +-        |                   | 5        | 2                 | 10   | 12       |
| 21. 6.        |                   | -         |                   | 2        |                   | 8    | 8        |
| 22. 6.        | +                 | +--       |                   | 4        | 3                 | 13   | 16       |
| 24. 6.        |                   | +         |                   | 1        |                   | 3    | 3        |
| 27. 6.        |                   | +         | +--               | 5        | 2                 | 18   | 20       |
| 28. 6.        | ++                |           | --                | 4        |                   | 6    | 6        |
| 29. 6.        | +                 | ++        | +                 | 4        | 3                 | 13   | 16       |
| 30. 6.        | ?                 | -+        |                   | 3        |                   | 5    | 5        |
| 1. 7.         | +                 | -         | -                 | 3        | 1                 | 6    | 7        |
| 4. 7.         | ++                | --+       | -                 | 6        | 5                 | 19   | 24       |
| 5. 7.         | + -               | --        |                   | 4        | 1                 | 9    | 10       |
| 7. 7.         | +                 | +         |                   | 2        |                   | 9    | 9        |
| 8. 7.         |                   | +         |                   | 1        |                   | 3    | 3        |
| 11. 7.        | +                 | +++       | ---+              | 9        | 4                 | 24   | 28       |
| 12. 7.        | +                 | -+        | -+                | 5        |                   | 14   | 14       |
| 13. 7.        | ++                |           | --                | 4        |                   | 8    | 8        |
| 14. 7.        | +                 |           | ?                 | 2        | 1                 | 6    | 7        |
| 18. 7.        | +                 |           | +--               | 4        | 2                 | 9    | 11       |
| 27. 5.        | 31                | 30        | 20                |          | 41                | 285  | 326      |
| bis 18. 7. 60 | 93,5% +           | 60% +     | 25% +             |          | 12,6% Suchen      |      |          |

der Suchreaktionen in Wasser (12,6%,  $n = 326$ ). Die statistische Prüfung ergibt  $P = 0,9312$ . Eine Konzentration von  $10^{13}$  Molekülen/cm<sup>3</sup> Wasser wird offensichtlich nicht mehr wahrgenommen, wie die Versuche mit Tier Nr. 3 ergaben. Die geringe Häufigkeit des Suchens (10,0%,  $n = 10$ ) bei dieser Konzentration gegenüber den Fehlern im Wasser (26,4%,  $n = 163$ ) wird durch die Versuchseinteilung bedingt: nur dann wurden Dressurversuche unternommen, wenn die Kontrollen einwandfrei keine Tendenz zu spontanem Suchverhalten zeigten.

Die Werte für die beiden Versuchstiere liegen um einen Faktor von 2—2,5 auseinander. TEICHMANN (1959) fand bei Elritzen ähnliche individuelle Schwankungsbereiche, die Schwellenwerte lagen in dem Bereich  $7,5 \cdot 10^{13}$  bis  $2,2 \cdot 10^{14}$  Moleküle/cm<sup>3</sup>.

Es ist nicht zweckmäßig, den Schwellenwert zahlenmäßig zu eng zu fassen, da die Beanspruchung der Tiere im Schwellenbereich zu Dressur-neurosen führen kann, die die Aussage beeinträchtigen.

Die Riechschwelle des Krallenfrosches für  $\beta$ -Phenyläthylalkohol liegt bei  $3 \cdot 10^{13}$  Molekülen/cm<sup>3</sup> Wasser; das entspricht einer Verdünnung von  $1:1,7 \cdot 10^8$  Teilen Duftstoff/Teile Wasser.

b)  $\gamma$ -Phenylpropylalkohol. Dem Versuchstier Nr. 2 wurde nach Beendigung der Dressur auf  $\beta$ -Phenyläthylalkohol eine 14tägige Dressur-pause gelassen. Nach dieser Unterbrechung wurden die Versuche mit  $\gamma$ -Phenylpropylalkohol aufgenommen. Für diesen Stoff, der durch einen hyazinthenähnlichen Duft gekennzeichnet ist und der als Zimtsäureester in Harz- und Balsamarten in der Natur vorkommt, gibt es bisher nur eine Schwellenbestimmung bei der Biene (SCHWARZ 1955). Er wurde für die Untersuchungen herangezogen, um an einem weiteren Beispiel die Werte für Glieder einer homologen Reihe vergleichen zu können.

BUDDENBROCK (1952) gibt noch an, daß innerhalb einer homologen Reihe ein Absinken des Schwellenwertes mit zunehmendem Molekulargewicht des Duftstoffes zu beobachten sei. Inzwischen ist durch die Untersuchungen von NEUHAUS (1953) und GRUCH (1957) festgestellt werden, daß in einer Reihe von Fällen dieser Zusammenhang nicht besteht. Die Ergebnisse stammen von Versuchen mit Fettsäuren und aliphatischen Alkoholen. Bei Hund (NEUHAUS 1953) und Ratte (GRUCH 1957) wurde ein Maximum der Riechschärfe bei mittleren Kettenlängen gefunden; der Schwellenwert für Buttersäure ist der niedrigste.

Es ist interessant, den Vergleich auf aromatische Alkohole auszu-dehnen. Leider konnten nur zwei Glieder der Reihe untersucht werden.

Der Schwellenwert wurde in der Zeit vom 16. 4. bis 15. 5. 61 ermit-telt. Tabelle 2 gibt einen Überblick über die Ergebnisse bei den vier gewählten Konzentrationen.

$1,1 \cdot 10^{14}$  Moleküle/cm<sup>3</sup> Wasser werden offensichtlich nicht mehr wahrgenommen, bei viermal stärkerer Konzentration ist das Ergebnis noch eindeutig positiv ( $\chi^2 = 14,3$ ;  $P = 0,9998$ ). Die Schwelle muß zwischen diesen beiden Konzentrationen bei etwa  $3 \cdot 10^{14}$  Molekülen/cm<sup>3</sup> Wasser festgelegt werden (Verdünnung  $1:1,5 \cdot 10^7$  Teile Duftstoff/Teile Wasser).

Eine erste Bestimmung erfolgte bereits in der Zeit vom 1.—9. 8. 60. Zu diesem Zeitpunkt waren die Reaktionen ein wenig schlechter;  $2,2 \cdot 10^{14}$  Moleküle/cm<sup>3</sup> wurden nicht mehr wahrgenommen (s. S. 286).

Ein Vergleich der Werte für die beiden Homologen zeigt, daß die Schwelle für  $\beta$ -Phenyläthylalkohol etwa um eine Zehnerpotenz über dem Wert für  $\gamma$ -Phenylpropylalkohol liegt. Auch in diesem Fall sinkt die Schwelle mit Zunahme des Molekulargewichtes nicht ab. Zugleich ist unter den für *Xenopus* bestimmten Schwellenwerten dieser der höchste.

Tabelle 2. Übersicht über die Ergebnisse der Versuche mit  $\gamma$ -Phenylpropylalkohol  
 Versuchstier Nr. 2. Bei den Dressuren: + Suchreaktionen; — keine Suchreaktionen; Konzentrationen  $4,5 \cdot 10^{15}$ ,  $1,1 \cdot 10^{15}$ ,  $4,5 \cdot 10^{14}$ ,  $1,1 \cdot 10^{14}$  Moleküle/cm<sup>3</sup>.

| Tag        | Dressuren           |                     |                     |                     |     | Wasserumsetzungen |      |     |
|------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|-----|-------------------|------|-----|
|            | $4,5 \cdot 10^{15}$ | $1,1 \cdot 10^{15}$ | $4,5 \cdot 10^{14}$ | $1,1 \cdot 10^{14}$ | $n$ | Suchen            | Ruhe | $n$ |
| 16. 4.     | +-+                 |                     |                     |                     | 3   | 1                 | 12   | 13  |
| 17. 4.     | +++                 |                     |                     |                     | 3   | 2                 | 7    | 9   |
| 18. 4.     | +                   | ++                  |                     |                     | 3   | 2                 | 8    | 10  |
| 20. 4.     |                     | ++++                |                     |                     | 4   | 5                 | 7    | 12  |
| 22. 4.     | +                   | +--                 |                     |                     | 4   | 3                 | 9    | 12  |
| 24. 4.     |                     | +                   | --++                |                     | 4   | 5                 | 10   | 15  |
| 25. 4.     | +                   | +                   | ---+                |                     | 5   | 2                 | 14   | 16  |
| 26. 4.     |                     | -                   |                     |                     | 1   | 2                 | 4    | 6   |
| 28. 4.     |                     | +                   | -+--+               |                     | 5   | 3                 | 15   | 18  |
| 29. 4.     |                     |                     | +                   | --+                 | 4   | 5                 | 10   | 15  |
| 1. 5.      | +                   | --++                | --++                | -                   | 8   | 2                 | 18   | 20  |
| 3. 5.      | +                   | +                   | +                   | +                   | 4   | 1                 | 11   | 12  |
| 4. 5.      |                     |                     |                     | -                   | 1   | 2                 | 3    | 5   |
| 5. 5.      |                     |                     |                     | --                  | 2   | 2                 | 9    | 11  |
| 9. 5.      |                     | +                   | +-                  | -                   | 4   | 2                 | 8    | 10  |
| 13. 5.     |                     | ++                  | +-                  | -                   | 5   | 3                 | 7    | 10  |
| 14. 5.     | +                   |                     | +                   | -                   | 3   | 1                 | 5    | 6   |
| 16. 4.     | 12                  | 20                  | 20                  | 11                  |     | 43                | 157  | 200 |
| bis 14. 5. | 91,7% +             | 80% +               | 60% +               | 18,2% +             |     | 21,5% Suchen      |      |     |

c) **Terpineol.** Nach Abschluß der Dressuren auf  $\beta$ -Ionon (s. S. 282) wurde Frosch Nr. 3 auf Terpineol umdressiert. Im Gegensatz zu den früheren Erfahrungen erwies sich die Umdressur als schwierig. Die Zahl der positiven Reaktionen auch bei niedrigen Konzentrationen blieb gering und wurde immer wieder von Schreckreaktionen unterbrochen. Auch nach längerer Unterbrechung der Versuche veränderte sich dieses Verhalten nicht. Januar bis März 1961 erreichten die Unsicherheit und Wechselhaftigkeit der Reaktionen einen Höhepunkt. Zeitweise war es sogar schwer, das Tier in der Duftlösung zum Fressen zu bewegen. Da offensichtlich der Duftstoff diese Abwehrreaktionen auslöste, wurde die Konzentration zeitweise von  $1:4 \cdot 10^5$  auf  $1:5 \cdot 10^6$  Teile Duftstoff/Teile Wasser verringert. Trotzdem war es nicht möglich, Reaktionen zu erhalten, aus denen ein klares Ergebnis zu gewinnen gewesen wäre.

Ab. 16. 4. 61 wurde Terpineol durch Citral ersetzt. Schon am 3. Versuchstag traten regelmäßig positive Reaktionen auf.

d) **Citral.** Bei den bisher behandelten Stoffen handelt es sich um Alkohole. Mit Citral wurde ein Aldehyd für die Untersuchungen herangezogen. Der Stoff lag in einem Gemisch von Citral A und B vor.

Die Umdressur führte nach fünf Dressurversuchen zu positiven Ergebnissen. Günstig für die Zeit der Schwellenbestimmung war die geringe Zahl der Fehler bei den Kontrollversuchen in Wasser. Ihr Anteil

betrug bei insgesamt 272 Versuchen nur 4%. Während der gesamten Dressurzeit war ein solch günstiges Verhältnis auch nicht annäherungsweise erreicht worden. Die Konzentration der Duftlösungen konnte sehr bald herabgesetzt werden. Tabelle 3 gibt einen Überblick über die

Tabelle 3. Überblick über die Ergebnisse der Versuche mit Citral

Versuchstier Nr. 3 (18. 4. bis 31. 5. 61). Konzentration: Moleküle/cm<sup>3</sup>; Verdünnung: Teile Duftstoff/Teile Wasser;  $n$  Zahl der Versuche; + Zahl der Suchreaktionen; % + Prozentanteil der Suchreaktionen; WU Wasserumsetzungen.

|          | Konzentration       |                     |                     |                     | WU  |
|----------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|-----|
|          | $3,6 \cdot 10^{14}$ | $7,1 \cdot 10^{13}$ | $3,6 \cdot 10^{13}$ | $0,9 \cdot 10^{13}$ |     |
|          | Verdünnung          |                     |                     |                     |     |
|          | $1:10^7$            | $1:5 \cdot 10^7$    | $1:10^8$            | $1:4 \cdot 10^8$    |     |
| $n$      | 29                  | 28                  | 20                  | 10                  | 272 |
| +        | 22                  | 16                  | 7                   | 0                   | 11  |
| % +      | 75,9                | 57,1                | 35                  | 0                   | 4,0 |
| $\chi^2$ |                     |                     | 30,5                |                     |     |

Ergebnisse bei den verschiedenen Konzentrationen.

0,9 Moleküle/cm<sup>3</sup> werden nicht mehr wahrgenommen; in zehn Versuchen an fünf Versuchstagen wurden keine positiven Reaktionen mehr beobachtet. In einer vierfach stärker konzentrierten Lösung wurde in 35% der Versuche der Duftstoff wahrgenommen. Bei einem  $\chi^2$  von 30,5 ist

das Ergebnis als eindeutig positiv anzusehen. Die Schwelle liegt zwischen diesen beiden Werten und kann bei  $3 \cdot 10^{13}$  Molekülen/cm<sup>3</sup> angenommen werden. Auch dieser Wert liegt in der Größenordnung der Werte für die bisher behandelten Stoffe.

e)  $\beta$ -Ionon. Die Umdressur auf  $\beta$ -Ionon wurde nach 14tägiger Dressurpause im Anschluß an die Dressur auf  $\beta$ -Phenyläthylalkohol mit Frosch Nr. 3 vorgenommen. Das Tier reagierte sofort auf den neuen Duftstoff. In der Zeit vom 15. 6. bis 3. 8. 60 wurde mit 100 Dressurversuchen und 356 Kontrollen über fünf Konzentrationsstufen die Schwelle bestimmt. In Tabelle 4 sind die Ergebnisse zusammengestellt.

Eine Konzentration von  $5,9 \cdot 10^{13}$  Molekülen/cm<sup>3</sup> wurde einwandfrei von reinem Wasser unterschieden ( $\chi^2 = 48,9$ ). Bereits eine Verdünnung um das Vierfache hatte ein starkes Absinken der Leistungen zur Folge; in 68% der Prüfungen erkennt das Tier den Duftstoff in der Lösung nicht mehr. Bei  $\chi^2 = 3,47$  ( $P = 0,9372$ ) kann aber noch angenommen werden, daß es sich bei den 32% positiven Reaktionen um eine Wahrnehmung des Ionons handelt. Bei noch stärkerer Verdünnung — wieder um das Vierfache — war schon nach zehn Versuchen klar, daß das Tier zwischen dem Wasser und der Duftlösung keinen Unterschied macht.

Der Schwellenwert dürfte nur wenig unterhalb der geprüften Konzentration von  $1,5 \cdot 10^{13}$  Molekülen/cm<sup>3</sup> liegen. Damit bleibt er in der Größenordnung der übrigen Werte, stellt zugleich aber die beste Leistung unter den gewonnenen Werten dar.

## 2. Vergleich der Werte mit denen von anderen Wirbeltieren

Die Riechschwellenbestimmungen am Krallenfrosch haben Werte ergeben, die *Xenopus* als wenig empfindlich kennzeichnen. Wenn man mit AUTRUM (1948) eine Einteilung in höchstempfindliche (*Bombyx*),

Tabelle 4. Überblick über die Ergebnisse der Versuche mit  $\beta$ -Ionon

Versuchstier Nr. 3 (13. 6. bis 3. 8. 60). Konzentration: Moleküle/cm<sup>3</sup>; Verdünnung: Teile Duftstoff/Teile Wasser; *n* Zahl der Versuche; + Zahl der Suchreaktionen; % + Prozentanteil der Suchreaktionen; WU Wasserumsetzungen.

|          | Konzentration     |                   |                     |                     |                     | WU   |
|----------|-------------------|-------------------|---------------------|---------------------|---------------------|------|
|          | $3 \cdot 10^{15}$ | $3 \cdot 10^{14}$ | $5,9 \cdot 10^{13}$ | $1,5 \cdot 10^{13}$ | $3,7 \cdot 10^{12}$ |      |
|          | Verdünnung        |                   |                     |                     |                     |      |
|          | $1:10^6$          | $1:10^7$          | $1:5 \cdot 10^7$    | $1:2 \cdot 10^8$    | $1:8 \cdot 10^8$    |      |
| $n$      | 8                 | 26                | 31                  | 25                  | 10                  | 356  |
| +        | 8                 | 21                | 22                  | 8                   | 1                   | 61   |
| % +      | 100               | 80,8              | 71,0                | 32,0                | 10,0                | 17,1 |
| $\chi^2$ |                   |                   | 48,93               | 3,74                |                     |      |

hochempfindliche (Aal, Hund) und im Verhältnis dazu relativ unempfindliche Formen (Elritze, Mensch) vornimmt, ist *Xenopus* zu den letzteren zu zählen. Dies überrascht zunächst, da die große Bedeutung der geruchlichen Orientierung bei der Nahrungssuche und die erhebliche Differenzierung der Nasenräume gegenüber anderen Anuren eine besonders ausgeprägte Geruchsempfindlichkeit erwarten ließen. Für den Aal konnte TEICHMANN (1959) zeigen, daß dem hohen Differenzierungsgrad der Nase auch eine erstaunliche Riechschärfe entspricht. Da für die übrigen Anuren keine Vergleichswerte vorliegen, läßt sich nicht entscheiden, ob sie in den Leistungen hinter *Xenopus* zurückstehen.

Tabelle 5. Extreme Schwellenwerte in Molekülen/cm<sup>3</sup> Medium

Autoren: (a) TEICHMANN 1959; (b) NEUHAUS 1953; (c) GRUCH 1957; (d) v. SKRAMLIK 1948; (e) SCHWARZ 1955; (f) CROMBIE u. Mitarb. 1947 (nach BUDDENBROCK 1952).

|                       | Minimum                                                | Maximum                                               |
|-----------------------|--------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|
| Hochempfindliche      |                                                        |                                                       |
| Aal (a) . . .         | 1,77 · 10 <sup>3</sup> ( $\beta$ -Phenyläthylalkohol)  | 5,84 · 10 <sub>2</sub> ( $\alpha$ -Ionon)             |
| Hund (b) . .          | 1 · 10 <sup>3</sup> (Diacetyl)                         | 1 · 10 <sup>5</sup> ( $\alpha$ -Ionon)                |
| Wenig empfindliche    |                                                        |                                                       |
| Forelle (a) .         | 5,09 · 10 <sup>11</sup> ( $\beta$ -Phenyläthylalkohol) | 2,29 · 10 <sup>14</sup> (Eugenol)                     |
| Elritze (a) . .       | 7,53 · 10 <sup>13</sup> ( $\beta$ -Phenyläthylalkohol) | 3 · 10 <sup>14</sup> ( $\gamma$ -Phenylpropylalkohol) |
| <i>Xenopus</i> . .    | 1,5 · 10 <sup>13</sup> ( $\beta$ -Ionon)               |                                                       |
| Ratte (c) . .         | 2,5 · 10 <sup>10</sup> (iso-Valeriansäure)             | 6,4 · 10 <sup>13</sup> (Propionsäure)                 |
| Mensch (d) .          | 1,08 · 10 <sup>7</sup> (Trinitrobutyltoluol)           | 2,1 · 10 <sup>17</sup> (Isoamylacetat)                |
| Biene (e) . .         | 1,9 · 10 <sup>9</sup> (Methylantranilat)               | 4,3 · 10 <sup>11</sup> (Propionsäure)                 |
| <i>Agriotes</i> (f) . | 2,11 · 10 <sup>10</sup> (Stearamid)                    | 1,3 · 10 <sup>11</sup> (Formamid)                     |

Wenn man annimmt, daß die einzelne Rezeptorzelle durch ein Molekül erregt wird, also keine Unterschiede in der Erregungsauslösung des Einzelrezeptors bei Angehörigen des niedrigen und des hohen Schwellenbereiches voraussetzt, bleiben insbesondere zwei Faktoren, die die

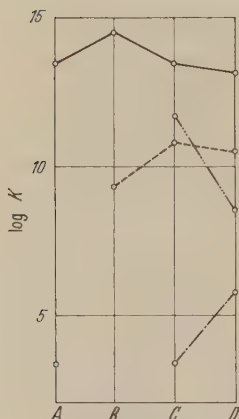


Abb. 2. Vergleich der Lage der Schwellenwerte für  $\beta$ -Phenyläthylalkohol (A),  $\gamma$ -Phenylpropylalkohol (B), Citral (C) und  $\beta$ -Ionon bei Aal (TEICHMANN 1959), Mensch (v. SKRAMLIK 1948), Biene (SCHWARZ 1955) und Krallenfrosch. Ordinate: Konzentration, Logarithmus der Zahl der Moleküle/cm<sup>3</sup> (K).  
Aal (---);  
Mensch (····);  
Biene (— — —);  
Krallenfrosch (—)

Riechschärfe beeinflussen können: die Zahl der Rezeptoren und die zentrale Verarbeitung der Erregung. Es fällt auf, daß die Arten mit geringer Riechschärfe eine deutlich abgegrenzte Gruppe bilden, wie Tabelle 5 zu entnehmen ist.

Die Schwellenwerte für diese Arten liegen in einem Bereich von  $10^9$  bis  $10^{14}$  Molekülen/cm<sup>3</sup> Medium, unabhängig davon, ob es sich um Wasser- oder Luftriecher handelt. Eine Übergangsstellung scheint lediglich der Mensch einzunehmen. Es ist zu fragen, ob diese Gruppierung nicht durch gemeinsame Unterschiede, z. B. der zentralnervösen Schaltung zu erklären ist.

NEUHAUS (1953) und GRUCH (1957) zeigen, daß die relative Höhe der Schwellenwerte für die einzelnen Fettsäuren zueinander bei verschiedenen untersuchten Tieren — auch Nichtwirbeltiere wie *Polytoma uvella* und die Biene werden zum Vergleich herangezogen — sehr ähnlich ist. Bei allen diesen Arten sinken die Schwellenwerte für Fettsäuren mit zunehmender Kettenlänge von Essigsäure bis Buttersäure ab, danach steigen sie wieder an. Dieser Kurvenverlauf ist für alle Arten gleich; die Lage der Kurve im Duftspektrum wird nach GRUCH durch die biologische Bedeutung der Duftstoffe bedingt. Bei Fleischfressern liegt die Kurve für Fettsäuren bei relativ niedrigeren Werten als bei Pflanzenfressern.

Ein entsprechender Vergleich von  $\beta$ -Phenyläthylalkohol,  $\gamma$ -Phenylpropylalkohol, Citral und Ionon bei *Xenopus*, Aal, Mensch und Biene liefert keine entsprechenden Ergebnisse. Eine Zusammenstellung dieser Stoffe erscheint berechtigt, da sie sich in ihrer biologischen Bedeutung nahestehen. Die Kurven zeigen in ihrem Verlauf keine Ähnlichkeit (Abb. 2). Insbesondere fällt die unterschiedliche relative Lage der Schwellenwerte von Citral und Ionon auf.

TEICHMANN (1959) versucht, den Zeitverlauf der Duftwahrnehmung genauer zu erfassen. Er fand in der Schwellenregion beim Aal eine „Überlegungszeit“ von etwa 10 sec bis zum Eintreten der Reaktion und bringt diese Zeit in Zusammenhang mit der Frage nach der Größe des

zeitlichen Parameters bei der Reizverarbeitung. Wegen des langen Erregungsweges von der Reizung der Nase bis zur Folgereaktion bleiben solche Überlegungen stets von geringem Wert. Bei den Dressuren mit *Xenopus* war kein zeitlich festgelegter Verhaltensablauf zu beobachten. Auch im Schwellenbereich reagierten die Tiere in unregelmäßigen Abständen von 0—40 sec nach Einsetzen in die Duftlösung (im Durchschnitt ergaben sich z. B. folgende Werte: Nr. 3,  $\beta$ -Ionon;  $5,9 \cdot 10^{13}$  Moleküle/cm<sup>3</sup>: 16 sec;  $1,5 \cdot 10^{13}$  Moleküle/cm<sup>3</sup>: 11 sec).

In vielen Fällen war vor dem Beginn der eindeutigen Suchreaktion eine deutliche Unsicherheit der Tiere zu beobachten. Einzelne kurze Schwimmstöße mit einzelnen kräftigen Armbewegungen zum Herbeiführen neuen Wassers aus der Umgebung zur geruchlichen Kontrolle und mehrfache scharfe Wendungen verrieten die besondere Aufmerksamkeit des Versuchstieres. Das gleiche Verhalten geht bei der Reizung mit Futterduft in sehr starker Verdünnung oft eindeutigen Suchreaktionen voraus. Zu gleicher Zeit steigt meist auch die Frequenz der Nasenpulsationen, was schon KRAMER (1933) angibt. Dieses Verhalten läßt sich mit dem aufmerksamen Schnüffeln des Hundes vergleichen.

### 3. Die jahreszeitliche Änderung der Riechschwelle

Eine jahreszeitliche Änderung der Riechschärfe fand erstmalig TEICHMANN (1959) beim Aal. Die Riechschärfe des Aales verschlechtert sich in den Monaten Oktober bis Februar um etwa sechs Zehnerpotenzen. Diese Ergebnisse lassen sich mit den Wanderungen der Aale in Verbindung bringen. Weitere Beispiele einer Änderung der Riechschärfe im Jahreslauf sind bisher nicht bekanntgeworden.

Bei der Dressur von Frosch Nr. 2 mit  $\beta$ -Phenyläthylalkohol im Winter 1959/60 fiel auf, daß nach Eintreten regelmäßiger Reaktionen, also nach Erlernen der Dressuraufgabe, bei einer Konzentration von  $1,25 \cdot 10^{16}$  Molekülen/cm<sup>3</sup> während der Monate November bis Januar im Februar 1960 die Leistungen erheblich absanken. Im März besserten sich die Leistungen wieder rasch. Bis Ende Mai war bei einer Konzentration von  $5 \cdot 10^{15}$  Molekülen/cm<sup>3</sup> eine stete Zunahme des Anteils an positiven Reaktionen zu erkennen. Die Schwellenbestimmung erfolgte nach dieser Zeit vom 27. 5. bis 18. 7. 60.

Im August wurde das Tier auf  $\gamma$ -Phenylpropylalkohol umdressiert. In der ersten Oktoberhälfte lag der Anteil der Suchreaktionen deutlich unter den im August gewonnenen Werten. Die Versuche mußten bis Ende Januar 1961 unterbrochen werden, so daß über den Verlauf in dieser Zeit nichts gesagt werden kann. Anfang Februar wurden die Dressuren wieder aufgenommen. Das Tier war in der Zwischenzeit alle 14 Tage unter Duftzugabe gefüttert worden. Die Dressur war voll erhalten geblieben. Entsprechend der Erhöhung der Schwelle im Vorjahr sanken in der folgenden Zeit die Leistungen scharf ab. Dieser Leistungsminderung folgte wieder ein steiler Anstieg. Der Anstieg begann in der

zweiten Märzhälfte; in den beiden ersten Märzwochen sank die Riechschärfe noch geringfügig ab. 1961 war also das Minimum zeitlich enger

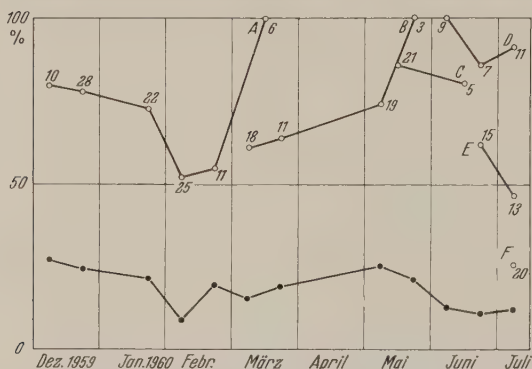


Abb. 3. Die jahreszeitliche Veränderung der Riechschärfe:  $\beta$ -Phenyläthylalkohol, Versuchstier Nr. 2; 1.12.59 bis 15. 7. 60. Kreise: Dressurversuche; Punkte: Kontrollen. Die Zahlen an den Kurven für die Dressuren geben die Zahl der Versuche an. Den einzelnen Punkten der Kontrollenkurve liegen im Durchschnitt je 108 Versuche zugrunde. Geprüfte Konzentrationen (in Molekülen/cm<sup>3</sup>): A  $1,25 \cdot 10^{12}$ ; B  $5 \cdot 10^{12}$ ; C  $10^{13}$ ; D  $5 \cdot 10^{14}$ ; E  $10^{14}$ ; F  $5 \cdot 10^{15}$ . Ordinate: Anteil der Suchreaktionen in Prozenten

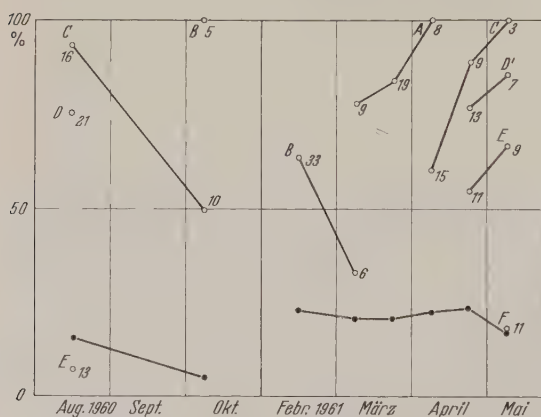


Abb. 4. Die jahreszeitliche Veränderung der Riechschärfe:  $\gamma$ -Phenylpropylalkohol. Versuchstier Nr. 2; 15. 8. 60 bis 15. 5. 61 (Unterbrechung der Versuche November 1960 bis Januar 1961). Kreise: Dressurversuche; Punkte: Kontrollen. Die Zahlen an den Kurven für die Dressuren geben die Zahl der Versuche an. Den einzelnen Punkten der Kontrollenkurve liegen im Durchschnitt je 108 Versuche zugrunde. Geprüfte Konzentrationen (in Molekülen/cm<sup>3</sup>): A  $2,25 \cdot 10^{12}$ ; B  $0,9 \cdot 10^{12}$ ; C  $4,5 \cdot 10^{12}$ ; D  $0,9 \cdot 10^{12}$ ; D'  $1,1 \cdot 10^{12}$ ; E  $4,5 \cdot 10^{14}$ ; F  $1,1 \cdot 10^{14}$ . Ordinate: Anteil der Suchreaktionen in Prozenten

Suchreaktionen bei den Kontrollen in der gleichen Höhe wie vorher (Abb. 4). Dem steilen Anstieg vom 1.—15. 3. 60 bei der Konzentration  $1,25 \cdot 10^{16}$  Moleküle/cm<sup>3</sup> ist ein leichter Abfall des Anteils der Suchreaktionen im

begrenzt und lag etwas später als im Vorjahr. Es scheint, als ob schon im Herbst die Leistungen leicht absinken, deutlich ist die starke aber kurzfristige Verminderung der Riechschärfe im frühen Frühjahr.

Die Ergebnisse zeigen die Abb. 3 und 4. Aus Gründen der Dressurmethode war es nicht möglich, den Schwellenwert für den ganzen Zeitraum zu bestimmen. Aus diesem Grunde sind die Reaktionen auf eine Reihe von Konzentrationen nebeneinander eingetragen. Aus dem Absinken der positiven Reaktionen auf die verschiedenen, aufeinanderfolgenden Duftkonzentrationen läßt sich jedoch die Größe der Veränderung ohne Schwierigkeit entnehmen.

Die Minima gehen nicht auf eine allgemeine Aktivitätsverminderung und einen Abbau der Tendenz zu Suchreaktionen überhaupt zurück: Während des

Frühjahrsminimums 1961 bleibt der Anteil der

Wasser zugeordnet. Die Leistungsschwankungen in der übrigen Zeit sind im Vergleich zu dem Frühjahrsverlauf wesentlich geringfügiger, wie insbesondere die Daten von November bis Dezember 1959 und Juni bis Juli 1960 erkennen lassen.

Bei dem anderen Versuchstier (Nr. 3) liegen leider vergleichbare Werte nicht in gleicher Dichte vor, da es öfter umdressiert wurde. Daher ist ein Vergleich nur teilweise möglich. Für die Zeit vom 13. 1. bis 15. 12. 60 ist ebenfalls ein Absinken der positiven Reaktionen bei einer Konzentration von  $1,25 \cdot 10^{16}$  Molekülen/cm<sup>3</sup>  $\beta$ -Phenyläthylalkohol von 79,2% ( $n = 24$ ) auf 56,7% ( $n = 30$ ) zu beobachten, wobei die erste Februarhälfte mit nur 50% ( $n = 12$ ) positiven Reaktionen schlechtere Leistungen ergab als der Januar mit 60,1% ( $n = 18$ ). Es wird deutlich, daß hier in der Zeit vom 1.—15. 2. die Leistungen einen Tiefpunkt erreichen. Die Lage und die Stärke der Schwankung stimmen recht gut mit denen bei Frosch Nr. 2 überein. Im Frühjahr 1961 ließen sich die Leistungen von Nr. 3 schlecht beurteilen. Durch den fehlgeschlagenen Versuch, das Tier auf Terpeneol zu dressieren, konnten keine Vergleichsdaten gewonnen werden. Es wird jedoch klar, daß es sich bei der beschriebenen Änderung der Riechschärfe nicht um eine individuelle Ausnahme handelt.

Das Minimum des Jahres 1961 bei Frosch Nr. 2 gestattet es, die Schwelle um diese Zeit zu bestimmen. In der Zeit vom 1.—15. 3. wurde eine Konzentration von  $2,25 \cdot 10^{16}$  Molekülen/cm<sup>3</sup> ( $1,2 \cdot 10^5$  Teile Duftstoff/Teile Wasser) sicher wahrgenommen. Schon eine Verringerung der Konzentration auf  $0,9 \cdot 10^{16}$  Moleküle/cm<sup>3</sup> ( $1,5 \cdot 10^5$  Teile Duftstoff/Teile Wasser) läßt die Leistungen auf 33,3% als Anteil positiver Reaktionen absinken. Der Unterschied zu den Kontrollen ist noch gesichert ( $\chi^2 = 5,9$ ;  $P = 0,985$ ). Der Schwellenwert dürfte jedoch nur wenig unterhalb dieser Konzentration liegen, wenn man den Verlauf der Schwellenwertkurven (Abb. 1) zum Vergleich heranzieht. Ein Vergleich mit dem im Mai bestimmten Schwellenwert von  $3 \cdot 10^{14}$  Molekülen/cm<sup>3</sup> ergibt ein Absinken der Riechschärfe auf  $1/20$ — $1/30$  des besten Wertes.

Über die Biologie des Krallenfrosches in seinem heimatlichen Lebensraum in Südafrika sind keine Angaben vorhanden. Ob *Xenopus laevis* in seiner Heimat definierte Fortpflanzungsperioden hat, ist nicht bekannt; unbekannt ist ebenfalls, ob die geruchliche Orientierung im Fortpflanzungsverhalten von *Xenopus* eine Rolle spielt. Daher ist es nicht möglich, die Schwankungen der Riechschärfe in einen biologischen Zusammenhang zu bringen.

### III. Versuche zur Analyse eines Duftgemisches

NEUHAUS (1956) hat beim Hund durch Versuche mit Duftgemischen zeigen können, daß sich nahe verwandte Duftstoffe bei der Reizung ergänzen. Je verschiedener die Komponenten in ihrem Charakter sind,

um so weniger sind sie im Gemisch austauschbar. Diese Befunde lassen sich durch die Annahme mehrerer Rezeptorklassen, die jeweils durch einen Duftstoff in einem spezifischen Muster erregt werden, verstehen. HAINER, EMSLIE und JACOBSON (1954) bringen weitere — vor allem histologische — Daten, die die Auffassungen über das Zusammenwirken der Rezeptorenklassen stützen. NEUHAUS (1956) verwandte als Einheit für die Gemische die Olfaktie, die Schwellenkonzentration.

Im Anschluß an die Schwellenbestimmung mit Citral wurde versucht, in ähnlicher Weise bei *Xenopus* die Reaktionen auf ein Duftgemisch zu prüfen. Die Dressurmethode ließ es günstig erscheinen, nicht mit der Schwellenkonzentration selbst zu arbeiten, sondern eine höhere Konzentration zu wählen. Als Maß diente der Anteil der Suchreaktionen. Beim Ansatz des Gemisches wurde im übrigen nach der Methode von NEUHAUS (1956) verfahren. Die Konzentrationen  $K_1$  und  $K_2$  der beiden Duftstoffe (Citral und  $\beta$ -Ionon) waren festgelegt durch den gleichen Anteil der Suchreaktionen. Aus technischen Gründen konnte nur ein einziges Gemisch geprüft werden. Es wurden Citral bei einer Konzentration von  $3,6 \cdot 10^{13}$  Molekülen/cm<sup>3</sup> mit 35% positiven Reaktionen ( $n = 20$ ) und  $\beta$ -Ionen bei  $K_2 = 1,5 \cdot 10^{13}$  Molekülen/cm<sup>3</sup> mit 32% positiven Reaktionen ( $n = 25$ ) im Verhältnis 1:1 ( $K_1/2 + K_2/2$ ) gemischt.

Mit dem Gemisch gelangen insgesamt 29 Versuche. Danach mußte die Versuchsserie leider abgebrochen werden, da das Versuchstier wohl

Tabelle 6. Überblick über das Ergebnis der Versuche mit einem Gemisch von  $\beta$ -Ionon und Citral

$n$  Zahl der Versuche; + Suchreaktionen; — keine Suchreaktionen; % Anteil der Suchreaktionen in Prozenten.

|                    | $n$ | +  | —   | %    |
|--------------------|-----|----|-----|------|
| $\beta$ -Ionon . . | 25  | 8  | 17  | 32   |
| Citral . . .       | 20  | 7  | 13  | 35   |
| Gemisch . .        | 29  | 5  | 24  | 17,2 |
| Kontrollen .       | 272 | 11 | 261 | 4    |

infolge von Überbelastung keine ungestörten Reaktionen mehr zeigte; die Dressur brach zusammen. Tabelle 6 zeigt das Ergebnis der Versuche.

Die Zahl der Versuche ist allerdings zu gering, als daß sich die Unterschiede zwischen den Reaktionen auf die Einzeldüfte und den Antworten auf das Gemisch hinreichend sichern ließen. Der  $\chi^2$ -Test ergibt für den Unterschied zwischen dem Citral-Wert und dem Wert für das Gemisch  $\chi^2 = 1,98$  und  $P = 0,8414$ .

Die Tatsache, daß das Gemisch gegenüber den Einzeldüften in entsprechender Konzentration eine geringere Wirkung hat, ist somit nicht sicherbar. Es besteht jedoch ein deutlicher Hinweis darauf, daß sich die beiden Duftstoffe nicht vollständig ergänzen. Dieses Ergebnis ließe sich im Einklang mit den Ergebnissen von NEUHAUS (1956) und der von HAINER, EMSLIE und JACOBSON (1954) entwickelten Theorie dadurch erklären, daß die beiden Substanzen ein

sich nicht vollständig deckendes Muster von Rezeptorentypen erregen. Es soll noch erwähnt werden, daß Versuche mit der Citral-Komponente des Gemisches allein, also einer Citrallösung der Verdünnung  $1:2 \cdot 10^8$  Teile Duftstoff/Teile Wasser ( $1,8 \cdot 10^{13}$  Moleküle/cm<sup>3</sup>), begonnen wurden. Von acht Versuchen bei dieser Konzentration war nur einer positiv. Ein Unterschied gegenüber den Kontrollen ist bei statistischer Prüfung hier nicht mehr feststellbar, allerdings erscheint eine solche Prüfung wegen der geringen Zahl der Versuche nicht sehr sinnvoll. Deutlich sicherbar jedoch ist der Unterschied zwischen den Reaktionen auf das Gemisch und dem Verhalten bei den Kontrollen ( $\chi^2 = 9,04$ ;  $P = 0,9987$ ).

### C. Die Ventilation der Nase von *Xenopus leavis*

#### I. Untersuchung der Nasenpulsationen: bewegte Teile und ventilierte Kammern

KRAMER (1933) weist auf die typischen Nasenpulsationen des Krallenfrosches hin, die offensichtlich dazu dienen, der Nase Duftpartikel zuzuführen, da ihre Frequenz bei Anwesenheit eines Duftstoffes zunimmt. WILLEM (1930) beschreibt die Respirationsmechanismen von *Xenopus* genauer. Er findet eine Ventilation der Buccalhöhle durch die Nasenöffnungen, eine Ventilation der Nasenräume und eine für *Xenopus* typische, bei anderen Amphibien in dieser Weise nicht vorkommende Luftaufnahme in die Lungen durch die Nase.

Im Zusammenhang mit der Untersuchung der Riechzellenverteilung in der Nase wurde auch die Rolle der Nasenräume bei der Respiration genauer untersucht. Die Ontogenie der Nase des Krallenfrosches untersuchte FÖSKE (1934). Hier soll nur ein kurzer Überblick über den Bau der Nase beim adulten Tier gegeben werden. Die Nase des Krallenfrosches ist komplizierter als bei andern Anuren. Sie gliedert sich in Haupthöhle, Nebenhöhle und Jacobsonsches Organ. Die medial liegende Haupthöhle ist von der Nebenhöhle durch die ventrale Grenzfalte (Plica terminalis; GAUPP 1904) getrennt; die Verbindung zwischen beiden Räumen ist außerordentlich schmal. Die Nebenhöhle liegt lateral von der Haupthöhle und wird durch Falten- und Hohlraumbildungen in mehrere Räume zerlegt. Man kann einen dorsalen Abschnitt mehreren ventral liegenden Räumen gegenüberstellen. Der dorsale Abschnitt der Nebenhöhle ist ein ovaler Sack, dessen Lumen durch eine Falte noch einmal unterteilt wird. An diesen dorsalen Abschnitt schließt sich ventral der mittlere Blindsack der Nebenhöhle an, der in weitere Blindsäcke ausläuft: den ventralen Abschnitt der Nebenhöhle, das unregelmäßig gestaltete ventrale Divertikel und den caudalen Blindsack. Die Homologie der einzelnen Abschnitte mit der Nasenräumen der phaneroglossen Anuren wird von FÖSKE (1934) diskutiert. Der caudale Blindsack findet bei anderen Anuren keine Entsprechung, der ventrale Abschnitt der Nebenhöhle wird nur bei *Pipa* beobachtet.

FÖSKE (1934) weist bereits darauf hin, daß die Haupthöhle bei *Xenopus* viel vollständiger von der Nebenhöhle geschieden ist als bei den Phaneroglossen. Diese Trennung wird einerseits durch die starke Ausbildung der ventralen Grenzfalte erreicht, zum anderen dadurch, daß die Nebenhöhle, insbesondere der dorsale Abschnitt, von einer eigenen Knorpelkapsel umgeben ist und zwischen Haupt- und Nebenhöhle Knorpel Elemente liegen. Bei *Rana* sind Haupthöhle und Infundibulum, das dem dorsalen Abschnitt der Nebenhöhle entspricht, von einer gemeinsamen Knorpelmasse umhüllt.

Außerdem weist FÖSKE (1934) auf einen ringförmigen Wulst um die äußere Nasenöffnung hin. Bei *Rana* verschwindet eine entsprechende Bildung bei der Metamorphose, bei *Xenopus* wird der Wulst erst nach der Metamorphose endgültig ausgebildet. „Das Erhaltenbleiben des Wulstes bei *Xenopus* läßt vielleicht auf einen kausalen Zusammenhang mit dem Wasserleben schließen, der Wulst dürfte beim Verschließen der Nasenöffnung eine Rolle spielen.“

Beim Dekapitieren der Tiere für die Trypanblau-Färbung fiel auf, daß sich in der Haupthöhle stets eine Luftblase befand. Die starke anatomische Trennung von Haupt- und Nebenhöhle ließ vermuten, daß die Haupthöhle dauernd Luft enthält und nur als Durchgangsraum bei der Luftaufnahme in die Lungen eine Bedeutung hat, daß dagegen die Riechfunktion nur auf die Nebenhöhle beschränkt ist.

Die Nasenpulsationen finden nur unter Wasser statt. Sie werden nicht durch einen speziellen Muskelapparat bewirkt, sondern werden in der auch für *Rana* charakteristischen Weise durch einen Hebelmechanismus übertragen. Die Bewegung wird insbesondere durch die Kontraktion des Musculus submentalialis veranlaßt, der apikal zwischen den Unterkieferästen liegt (vgl. GAUFF 1904).

Die Ventilationen der Buccalhöhle sind außerordentlich selten. Sie wurden keineswegs so regelmäßig beobachtet, wie es WILLEM (1930) angibt. Einem Tier wurde in Urethannarkose hinter dem Musculus submentalialis die Haut zwischen den Unterkieferästen durchbohrt und ein durchsichtiger Plastikschauch von 1 mm Weite eingeführt und mit einer Drahtschlinge verankert. Der Schlauch wurde mit Wasser gefüllt und an eine Pipette angeschlossen. Schon bald nach Aufwachen aus der Narkose traten die Nasenpulsationen wieder auf, zunächst noch mit verminderter Häufigkeit. Durch den Schlauch wurde eine Farbstofflösung vorsichtig in die Mundhöhle einpipettiert. Unter dem Binokular wurden währenddessen die Nasenpulsationen beobachtet. In sechs Versuchsreihen war nach 20—45 Nasenpulsationen noch keine Farbstofflösung durch die Nasenöffnungen ausgestoßen worden, nur einmal wurde nach 25 Pulsationen (5 min nach Einpipettieren der Lösung)

Farbstofflösung durch die Nase entlassen. In diesem Fall aber war eine zusätzliche leichte Bewegung der Kieferäste zu erkennen.

Demnach erfassen die Nasenpulsationen im allgemeinen nur den Nasenraum selbst, ein Austausch des Inhaltes der Mundhöhle durch die Nase findet in der Regel nicht statt. In diesem Zusammenhang sind die Angaben von Vos (1936) bemerkenswert, der durch Titration und Kontrolle des  $O_2$ -Gehaltes bei Raniden und anderen Amphibien nachwies, daß die Bedeutung der Kehloszillationen für die Atmung sehr gering ist. Vos (1936) vertritt die Auffassung, daß die Kehloszillationen primär der Geruchsfunktion dienen. Im Fall des Krallenfrosches, der einen besonderen Mechanismus für die Nasenventilation besitzt, verlieren die Kehloszillationen ihre funktionelle Bedeutung. Da Haut- und Lungenatmung den Sauerstoffbedarf des Tieres offensichtlich decken, können die Mundbodenbewegungen unterbleiben.

Bei genauerer Untersuchung ergab sich, daß die Nasenpulsationen nur die Nebenhöhlen, die durch die ventrale Grenzfalte von der Haupthöhle abgegliedert sind, erfassen. Schon bei äußerer Beobachtung zeigt sich, daß die Pulsationen auf einen engen Bereich begrenzt sind; sie betreffen einen kleinen, lateral von den äußeren Nasenöffnungen gelegenen Bezirk über den Nebenhöhlen. Außen über den Nebenhöhlen liegt die *Cartilago alaris*, die die Bewegung überträgt. Schon die mediale Lage der Haupthöhle macht es wahrscheinlich, daß die Bewegung nicht auf sie übertragen wird.

Die Beobachtung der äußeren Nasenöffnungen des unter Wasser befindlichen Tieres unter dem Binokular zeigt, daß nur der Zugang zu den Nebenhöhlen offen ist. Die ventrale Grenzfalte ist hochgezogen und schließt die Haupthöhle nach außen ab. Abb. 5 und 6 zeigen diese Stellung des Naseneinganges und die Lage der Teile, wie sie sich beim Abtragen der äußeren Haut ergeben.

Beim Auftauchen wird die Nasenöffnung zunächst völlig verschlossen. Bald wird die Luft stoßartig in die Lunge aufgenommen. Daß die Nase bei dieser Luftaufnahme anders geöffnet wird, zeigen die Elektronenblitzaufnahmen der Abb. 7. Man erkennt, daß bei der Luftaufnahme die Stellung der ventralen Grenzfalte verändert wird. Die Falte wird nach außen gezogen. Dadurch wird die Nebenhöhle verschlossen und der Zugang zur Haupthöhle geöffnet. Während der Aufnahme von Atemluft sind also die Nasenpulsationen unterbrochen, die Nebenhöhlen der Nase bleiben wassergefüllt. Der Eingang zu den Nebenhöhlen ist verschlossen oder nur ganz gering geöffnet (Abb. 7b). Der Unterschied zu der Stellung der Grenzfalte und der Lage der Nasenöffnung beim untergetauchten Tier (Abb. 7a) ist deutlich. Bei Untertauchen des Kopfes wird die Haupthöhle sofort verschlossen, und die Nase pulsiert wieder. Die Luft wird stoßweise in die Lungen aufgenommen. Nach drei bis

vier Stößen wird eine Ruhepause eingeschoben, die oft mehrere Minuten dauern kann. Oft kann man die Krallenfrösche dabei beobachten, wie sie lange Zeit — manchmal stundenlang — fast ohne Bewegung an der Wasseroberfläche „hängen“, die Nase über der Wasseroberfläche. Von

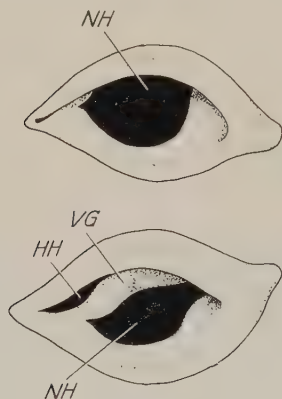


Abb. 5

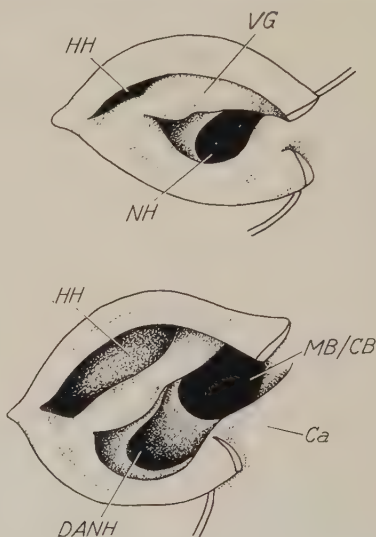


Abb. 6

Abb. 5. Die linke äußere Nasenöffnung des untergetauchten Krallenfrosches (oben); der Eingang zur Nebenhöhle ist frei. Künstliches Vorziehen der ventralen Grenzfalte (unten) gibt den Zugang zur Haupthöhle frei. *HH* Haupthöhle; *NH* Nebenhöhle; *VG* ventrale Grenzfalte

Abb. 6. Der Eingang in die Nasenräume und der Verlauf der ventralen Grenzfalte beim Krallenfrosch. Linke Nasenöffnung. Verdeutlichung der Lagebeziehungen durch Durchschneiden des Wulstes um die Nasenöffnung auf der linken Seite durch Auseinanderziehen. *Ca* Cartilago alaris; *DANH* dorsaler Abschnitt der Nebenhöhle; *HH* Haupthöhle; *MB/CB* Zugang zum mittleren und caudalen Blind sack der Nebenhöhle; *NH* Eingang in das Nebenhöhlensystem; *VG* ventrale Grenzfalte

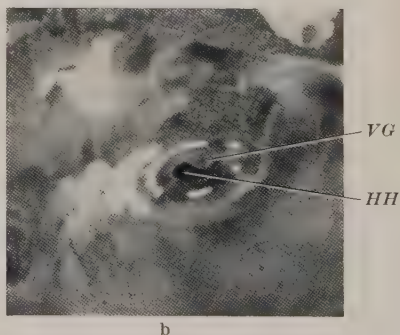
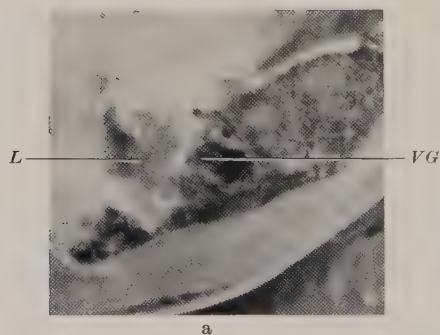


Abb. 7. a Die linke äußere Nasenöffnung des untergetauchten Krallenfrosches von oben. Die ventrale Grenzfalte (*VG*) ist median verschoben und verschließt den Eingang in die Haupthöhle. Haut und Bindegewebe über der Haupthöhle sind abgetragen. Man erkennt die Luftblase (*L*) in der Haupthöhle. b Die linke äußere Nasenöffnung des Krallenfrosches bei Luftaufnahme in die Lungen. Die ventrale Grenzfalte (*VG*) ist lateral verschoben und verschließt den Eingang in die Nebenhöhle. Der Zugang zur Haupthöhle (*HH*) ist frei

Zeit zu Zeit wird auf die oben beschriebene Weise Luft aufgenommen. Während der Ruheperioden bleibt die Nase gegen die Außenwelt völlig geschlossen.

Auch bei einem passiven, vorsichtigen Untertauchen stellt sich die Nase sofort um. Umgekehrt kann man Krallenfrösche durch behutsames Herausheben der Nasenregion über die Wasseroberfläche dazu bringen, die Nase zu verschließen und Luft aufzunehmen.

## II. Die Medien in den Nasenräumen

Daß die Haupthöhle eine permanente Luftblase enthält, läßt sich leicht zeigen. Das Dach über dieser Höhle ist zum großen Teil nur häutig; die Knorpeldecke weicht an dieser Stelle weit zurück. Wenn die drüsenreiche Außenhaut und das darunter liegende Bindegewebe in Narkose abgetragen werden, ist durch die verbleibende dünne, häutige Decke hindurch durch Reflektion die Luftblase zu beiden Seiten der die rechte und die linke Nase trennenden Knorpelwand in den Haupthöhlen gut zu erkennen. Das dauernde Vorhandensein der Luftblase läßt sich einwandfrei beobachten.

Die Nase des Krallenfrosches zerfällt also in einen luftgefüllten und einen wassergefüllten Abschnitt. Die beiden Systeme arbeiten getrennt voneinander und dienen verschiedenen Aufgaben. Die wassergefüllten, kompliziert gebauten Nebenhöhlen dienen der Chemorezeption, die Luft enthaltende Haupthöhle ermöglicht die Luftaufnahme durch die Nasenöffnungen in die Lunge.

Es ergab sich die Notwendigkeit, nachzuprüfen, ob die bei der Lungenfüllung durch die Haupthöhle passierende Luft durch Chemorezeptoren geprüft wird. Geblendeten Tieren wurden während des Luftholens mit *Tubifex*-Preßsaft getränkte Wattebäusche dicht vor die Nasenöffnungen gehalten, so daß der Luftstrom im Vorbeistreichen Duftpartikel aufnehmen konnte. Die Tiere reagierten nicht auf die Futterdüfte. Ebenfalls brachten entsprechende Versuche mit den dressierten Tieren, denen der Dressurduft geboten wurde, kein positives Ergebnis. Ein Luftriechen läßt sich also nicht nachweisen.

Für die Richtigkeit dieses Befundes spricht vor allem auch das Fehlen von Rezeptoren im Epithel der Haupthöhle, was die histologische Untersuchung ergab. Auch die Tatsache, daß bei *Xenopus* im Gegensatz zu anderen Anuren, die in ihre Nase unter normalen Bedingungen kein Wasser aufnehmen (*Rana*, *Bufo*), eine Eminentia olfactoria mit hohem Riechepithel nicht vorhanden ist, entspricht den Ergebnissen.

Eine solche scharfe Gliederung der Nase in einen der Respiration und einen der Chemorezeption dienenden Teil mit dauerndem Neben-

einander der Medien Luft und Wasser ist bisher bei keinem Vertreter der Amphibien bekanntgeworden. Bau und Funktionsteilung der Krallenfroschnase müssen in dieser Form als abgeleitet betrachtet werden. Bei allen Amphibien sind in der Haupthöhle des Geruchsorgans Chemo-rezeptoren beobachtet worden. Allerdings bedürfen diese Angaben zum Teil aus methodischen Gründen (vgl. die Besprechung der Histologie der Nase von *Xenopus laevis*) einer Prüfung. Auch beim Krallenfrosch soll nach FÖSKE (1934) ein großer Teil der Haupthöhle mit Riechepithel ausgekleidet sein, was aber den Ergebnissen eigener Untersuchungen widerspricht (s. S. 296).

### III. Der Ein- und Ausstrom des Nasenwassers

Der Verlauf des Wasserstromes in den Nebenhöhlen ließ sich nicht näher verfolgen. Ein Eingriff in diesem Bereich stört den normalen Ablauf der Bewegungen zu stark, so daß kein genaues Bild der Strömungsverhältnisse entworfen werden kann. Doch ist es interessant, die Einstrom- und Ausstoßrichtung des Wassers unmittelbar an den Nasenöffnungen zu beobachten. Diese lassen sich unschwer mit einer Farbstofflösung, die vorsichtig in den Bereich der Nares pipettiert wird, verfolgen.

Die in den Nasenräumen enthaltene Wassermenge wird senkrecht nach oben ausgestoßen; die Höhe der „Fontäne“ erreicht bei Tieren von 8—9 cm Körperlänge etwa 2 cm. Dagegen erfolgt der Einstrom vom Rand der Nasenöffnung her, insbesondere von vorn und von den Seiten. Nur das in der nächsten Nähe (bis 3 mm) dieser Randgebiete befindliche Wasser wird in die Riechnase eingesogen. Von oben wird trotz der dorsalen Lage der Nasenöffnungen kein Wasser aufgenommen. Über den Nasenöffnungen angebrachte Farbtropfen wurden stets nur durch das ausgestoßene Wasser fortgeblasen. Es findet also nur eine Prüfung der Wasserschicht statt, die sich in gleicher Höhe mit den Nasenöffnungen befindet. Die darüber liegenden Bereiche werden nicht geprüft. Eine durch Geruchsstoffe ausgelöste Suchreaktion veranlaßt den Krallenfrosch auch immer zu suchendem Umherschwimmen in Bodennähe. Aufgerichtet stehende Tiere wenden sich in solchem Fall regelmäßig nach unten. Die typische für die Dressuren verwandte Raffreaktion erfolgt zum Boden hin. Unterstützt wird dieses Suchverhalten durch Reize auf das Seitenliniensystem. Optische Reize dürften sich hierbei schon deshalb weniger auswirken, weil die Augen nach oben gerichtet sind und Reize aus einem Bereich empfangen, der von der Nase bei einem ruhenden Tier nicht erfaßt werden kann. Bemerkenswert ist die große Ausstoßkraft gegenüber der geringen Intensität der Einsaugung. Dem entspricht der zeitliche Ablauf der beiden Vorgänge. Der Einstrom verläuft wesentlich langsamer als die Entleerung der Nase.

## D. Untersuchungen zur Histologie der Nase von *Xenopus laevis*

### I. Material und Methoden

Für die histologischen Untersuchungen wurden kleinere Tiere mit einer Körperlänge von 5–7 cm herangezogen. Zur selektiven Anfärbung der Riechzellen wurde die Supravitalfärbung mit Trypanblau nach SEKI (1941) und MÜLLER (1955) angewandt. Zur Anfärbung des Schleimes wurde mit Mucikarmin und Toluidinblau gefärbt. Für Übersichtsbilder färbte ich mit Azan und Hämatoxylin-Eosin-Orange.

Da die Luftblase aus der Haupthöhle entfernt werden mußte, wurde zunächst nach den Angaben von MÜLLER (1955) im Unterdruck gefärbt. Da jedoch auch bei niedrigem Druck und langsamem Einstellen des Druckes das Epithel zerriß, entfernte ich mit gutem Erfolg die Luft aus der Haupthöhle durch Pipettieren. Den besten Erfolg hatte ich mit einer Farbstofflösung bei 19,5°C. Die Trypanblaulösung wurde in der gleichen Weise wie bei MÜLLER (1955) angesetzt (0,8% NaCl, 2,5% Trypanblau). Der Kopf des Tieres wurde hinter den Augen abgetrennt, 35 min in die Trypanblaulösung eingehängt und anschließend 24 Std in Susa fixiert. Entkalkt wurde je nach Größe des Präparates mindestens 24 Std in gepufferter Ameisensäure (8 n Ameisensäure mit 1 n Natriumformiat). Danach wurden die Präparate in Paraffin eingebettet.

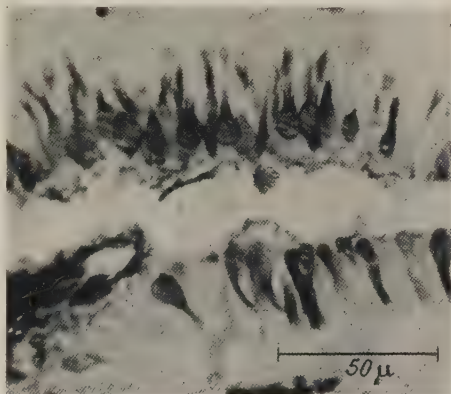


Abb. 8. Schleimbecherzellen im Epithel des verbindenden Spaltes zwischen Haupt- und Nebenhöhle. Supravitalfärbung mit Trypanblau

Die auf diese Weise vorgenommene Trypanblaufärbung ergab im allgemeinen eine gute Übersicht über die Verteilung der Rezeptoren in der Nase. Es fällt jedoch auf, daß sich die einzelnen Epithelabschnitte nicht gleichmäßig gut anfärben. Neben Bereichen, in denen die Rezeptoren in großer Dichte erfaßt sind, stehen solche, in denen offensichtlich nur ein geringer Teil der Riechzellen angefärbt ist. Teilweise sind in solchen Abschnitten nur Teile einzelner Rezeptoren angefärbt, so daß man nur den Kern oder nur einen Teil des peripheren oder zentralen Fortsatzes erkennen kann. Für ein Auszählen der Riechzellen pro Flächeneinheit erscheinen die Präparate daher nicht geeignet. Außerdem stehen die Riechzellen in den gut angefärbten Abschnitten so dicht, daß sie auch bei 7  $\mu$  dicken Schnitten nicht klar ausgezählt werden können. Jedoch ermöglichen die Schnittserien eine Bestimmung der Riechzellgröße.

Die Trypanblaufärbung wird als spezifisch für Riechzellen angegeben. SEKI (1941) beobachtete, daß erst nach längerer Zeit der Farbstoff auch in die Stützzellen aufgenommen wird. Über die chemischen Grundlagen dieser Färbung sind keine Angaben vorhanden.

In den vorliegenden Schnittserien sind jedoch außer den Rezeptoren regelmäßig Schleimbecherzellen eines bestimmten Typs angefärbt. Schon ihrer Lage wegen in dem schmalen Durchgang zwischen Haupt- und Nebenhöhle, der nur ein niedriges Epithel trägt, war es sehr unwahrscheinlich, daß es sich bei diesen bauchigen Zellen (Abb. 8) um Rezeptoren handelt. Klarheit verschafften die Schleimfärbungen, die

diese Zellen eindeutig als Schleimzellen kennzeichneten. Vielleicht ergibt diese Unspezifität der Färbung eine Möglichkeit, durch genaue Untersuchung der Art des Sekretes der Schleimzellen auch zu Aussagen über spezifische, in den Rezeptoren enthaltene Stoffe zu kommen. Jedenfalls zeigt die Anfärbung von Schleimzellen mit Trypanblau, daß die Ergebnisse, die mit dieser Methode gewonnen werden, kritisch betrachtet werden müssen und der Bestätigung durch andere Methoden bedürfen.

Für die Mucikarminfärbung wurden mit gutem Erfolg die mit Susa fixierten Präparate verwandt. Osmiumsäurefixierung ergab keine so brauchbaren Ergebnisse. Für die Färbung mit Toluidinblau wurde mit Formol fixiert. Zum Vergleich wurden auch mit Susa fixierte Präparate mit Toluidinblau gefärbt. Bei diesen färbten sich außer dem Inhalt der Schleimzellen auch Kerne an, doch waren auf diesen Präparaten die Sekretabschnitte des Haupthöhlenepithels (s. S. 299) angefärbt, die bei der Formolfixierung ungefärbt blieben.

## II. Die Verteilung der Riechzellen und Riechzellentypen

Nach den Befunden bei der Untersuchung der Nasenventilation (s. S. 289) war es fraglich, ob die Haupthöhle der Nase von *Xenopus* der Chemorezeption dient. Gegen eine Beteiligung der Haupthöhle am Riechvorgang spricht auch die Tatsache, daß die Tiere auf Duftstoffe im Luftstrom nicht reagieren (s. S. 293). FÖSKE (1934) allerdings gibt an, daß ein großer Teil der Haupthöhle mit Riechepithel ausgekleidet sei: „Von der Haupthöhle werden die mediale Wand ... sowie die orale und caudale Kuppel vollständig mit Sinnesepithel ausgekleidet. Von der medialen Wand greift das Riechepithel allmählich auch auf das Dach und den Boden der Haupthöhle von oral beginnend über und dehnt sich nach Abtrennung der Nebenräume bis dicht an den Eingang zum Isthmus aus.“

Allerdings wurden fast alle Aussagen über die Verteilung von Sinnesepithel in der Nase von Amphibien nach recht unsicheren Kriterien vorgenommen. Nur bei vielen Urodelen läßt sich ohne spezielle Färbemethoden durch die Zusammenfassung der Riechzellen in Knospen (SEYDEL 1895) eine Entscheidung fällen. Bei Anuren wird vielfach die Höhe des Epithels als Kriterium verwandt. Gerade dieses Argument kann zu Fehlschlüssen führen. Andere Autoren machen keine näheren Angaben über die Voraussetzungen (SEYDEL 1895; FÖSKE 1934).

Die Färbung mit Trypanblau zeigt, daß die Haupthöhle keine Rezeptoren enthält. Lediglich eine flache Mulde von geringer Ausdehnung unweit der äußeren Nasenöffnung läßt wenige angefärbte Zellen erkennen. Das übrige Epithel der gesamten Haupthöhle reagiert nicht auf Trypanblau. Es ist außerordentlich gleichmäßig gebaut; nähere Angaben finden sich bei der Besprechung der Schleimfärbungen. Eine Eminentia olfactoria, die bei *Rana* nachweislich mit Riechepithel besetzt ist (GAUPP 1904; OTTOSON 1956, 1959), ist bei *Xenopus* nicht vorhanden; die Haupthöhle weist keine Sonderbildungen auf.

Riechepithel findet sich in der Nebenhöhle der Nase. Es beginnt dicht unter der äußeren Nasenöffnung im dorsalen Abschnitt der Nebenhöhle. Auch hier stimmen die Angaben von FÖSKE (1934) nicht ganz mit den Ergebnissen der Färbungen überein. Zwar enthält das ventrale Divertikel der Nebenhöhle keine Rezeptoren, wie auch FÖSKE angibt, doch ist der caudale Blindsack im vorderen Teil an der Decke und weiter caudal auch an den Seitenwänden und am Boden mit Riechepithel ausgekleidet. Das Epithel ist hier allerdings ziemlich niedrig und dürfte dadurch zu den Aussagen FÖSKEs (1934) Anlaß gegeben haben. Die Wandungen des ventralen Abschnittes der Nebenhöhle und des mittleren Blindsackes werden ebenfalls von Sinnesepithel eingenommen. Außerdem färbten sich Zellkörper und Kerne im caudalen Teil des Jacobsonschen Organs mit Trypanblau an.

Die Form der Riechzellen bei *Rana* wurde von DOGIEL (1886, 1887) genau beschrieben. Nach Silberimprägnierungen werden drei Typen unterschieden (DOGIEL 1886, 1887; GAUPP 1904): 1. die Schultzeschen Riechzellen, gekennzeichnet durch spindelförmigen Zellkörper und lan-

gen, sehr dünnen peripheren Fortsatz, 2. die Riechstäbchen mit ovalem Körper und gleichmäßigem, zylindrischem peripherem Fortsatz, der wesentlich kürzer ist als bei den Schultzeschen Riechzellen. Zwischen diesen Typen gibt es keine Übergänge. Sie werden zusammengefaßt als „Riechstäbchen im weiteren Sinne“ und den Riechzapfen, dem dritten Typ, gegenübergestellt. Die Riechzapfen unterscheiden sich von den

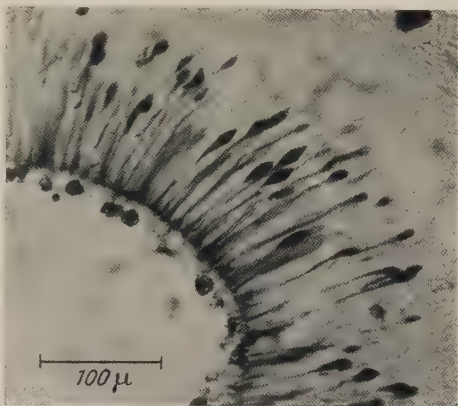


Abb. 9. Schultzesche Riechzellen im Epithel des dorsalen Abschnittes der Nebenhöhle. Supravitalfärbung mit Trypanblau

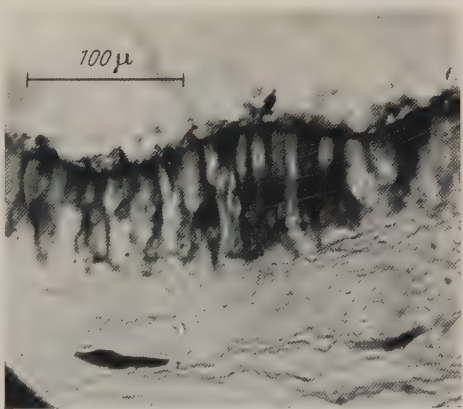


Abb. 10. Riechstäbchen im Epithel des mittleren Blindsackes der Nebenhöhle. Supravitalfärbung mit Trypanblau

Stäbchen durch ihren rundlichen, zapfenförmigen Körper mit nur ganz kurzem, nicht besonders abgesetztem peripherem Fortsatz. Der Kern der Riechzapfen ist der Epitheloberfläche sehr genähert.

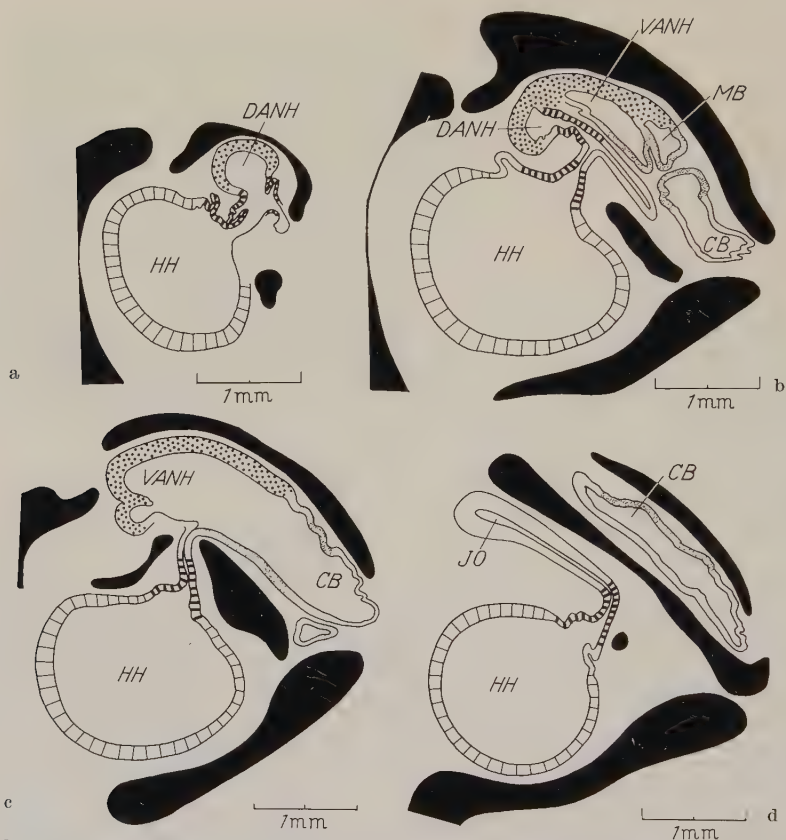


Abb. 11 a - d. Frontalschnitte durch den rechten Teil der Nase des Krallenfrosches. Schultzesche Riechzellen grob punktiert; Riechstäbchen fein punktiert; durch Schleimbecher gekennzeichnetes Epithel dick schraffiert; das typische Epithel der Haupthöhle dünn schraffiert; indifferentes Epithel der Nebenhöhle weiß; Knorpel schwarz. CB caudaler Blindsack der Nebenhöhle; DANH dorsaler Abschnitt der Nebenhöhle; HH Haupthöhle; JO Jacobson'sches Organ (indifferenter Abschnitt); MB mittlerer Blindsack der Nebenhöhle; VANH ventraler Abschnitt der Nebenhöhle

Die Trypanblaufärbung ergab die gleichen Rezeptorentypen mit Ausnahme der Riechzapfen. Die Schultzeschen Riechzellen und die Riechstäbchen färben sich gut an (Abb. 9 und 10). Im Bereich des Durchganges von der Haupthöhle zur Nebenhöhle sowie in dem spaltförmigen Eingang zum Jacobson'schen Organ färbten sich mit Trypanblau Zellen an, die den Riechzapfen in der Gestalt außerordentlich ähnelten (Abb. 8). In den meisten Fällen schien der Zellkörper mit einem feingranulierten

Sekret gefüllt zu sein; Kerne waren nicht klar zu erkennen. Färbung mit Toluidinblau und Mucikarmin ergab eindeutig, daß es sich bei diesen Zellen um Schleimzellen handeln muß. Auch mit Azan färben sich in diesem Bereich die Schleimzellen blau an.

Die beiden Riechzellentypen sind räumlich scharf voneinander getrennt. Dies kommt schon in der Dicke des Epithels zum Ausdruck. Das Riechepithel, das Schultzesche Riechzellen enthält, ist  $170\text{--}205\ \mu$  dick, dagegen hat das Epithel mit Riechstäbchen eine Dicke von  $60\text{--}90\ \mu$ . Schultzesche Riechzellen finden sich besonders im apikalen Teil des Nebenhöhlensystems; der dorsale Abschnitt der Nebenhöhle ist ganz mit diesem Typ ausgekleidet. Im ventralen Abschnitt der Nebenhöhle sind sie apikal, im Dach und an der lateralen Wand zu finden, ebenso im mittleren Blindsack der Nebenhöhle. Riechstäbchen liegen im caudalen Blindsack der Nebenhöhle, in dem keine Schultzeschen Zellen beobachtet wurden. Außerdem kleiden sie den hinteren Teil des ventralen Abschnittes der Nebenhöhle aus. Die Verteilung der beiden Rezeptoren ist aus Abb. 11 zu ersehen. Besonders eindrucksvoll ist die Trennung der beiden Typen in der lateralen Wand des ventralen Abschnittes der Nebenhöhle, wo die beiden Typen unmittelbar aneinanderstoßen. Hier verringert sich mit dem Übergang zu den Stäbchen die Dicke des Epithels fast stufenartig.

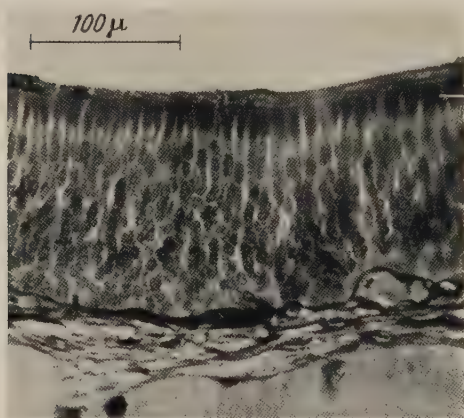
### III. Das Ergebnis der Schleimfärbungen

Die Schleimfärbungen wurden hauptsächlich durchgeführt, um den Charakter der epithelialen Auskleidung der Haupthöhle kennenzulernen. Auf die Einheitlichkeit des Haupthöhlenepithels wurde bereits hingewiesen.

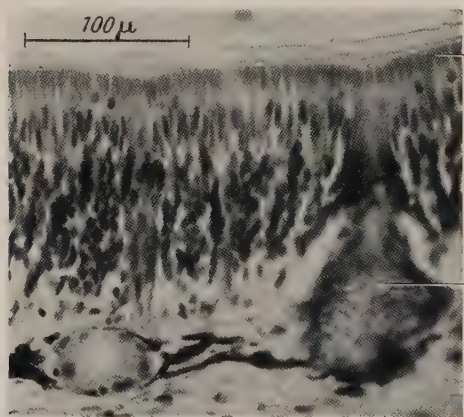
Typisch für die Haupthöhle sind die Bowmanschen Drüsen (Abb. 12 b), deren Lumen sich in die Haupthöhlen öffnet. Die Dicke des Epithels erreicht mit  $180\text{--}205\ \mu$  die Dicke der mit Schultzeschen Riechzellen ausgekleideten Nebenhöhlenbereiche. Der distale Teil des Epithels ist frei von Kernen; er enthält ausnahmslos ein Schleimsekret, das in den mit Azan gefärbten Schnitten scharf blau abgesetzt ist. Darauf folgt eine Reihe länglich-ovaler Kerne, an die noch weiter proximal eine breite Zone mit dicht liegenden runden oder doch rundlichen Kernen anschließt (Abb. 12).

Das Schleimsekret der Zellen reagiert anders als der Schleim in den schon erwähnten Becherzellen in der ventralen Grenzfalte und am Eingang zum Jacobsonschen Organ. In den mit Mucikarmin gefärbten Schnitten bleiben die distalen Abschnitte des Haupthöhlenepithels gleichmäßig blaßrot. Sie sind deutlich gegen die Umgebung abgegrenzt. Die Becherzellen dagegen färben sich intensiv dunkelrot an. Bei Behandlung mit Toluidinblau färben sich in den mit Formol fixierten

Präparaten nur die Becherzellen blauviolett an. Bei Fixierung mit Susa dagegen färbt sich auch das Sekret der Haupthöhlenzellen,



a



b

Abb. 12 a u. b. Das Epithel der Haupthöhle. Distal die Schleim enthaltenden Abschnitte (S) deutlich abgesetzt. a Färbung: Azan, b Färbung: Toluidinblau; BD Bowmansche Drüse

allerdings wieder deutlich anders — mit blaß blauem Farbton — als die Becherzellen. Die hier beschriebenen Zellen mit einem distalen, ein Schleimsekret enthaltenden Abschnitt finden sich nur in der Haupthöhle. Im Nebenhöhlen-system und im Jacobson-schen Organ sind keine vergleichbaren Epithel-abschnitte vorhanden.

Es darf angenommen werden, daß die Ausstattung der gesamten Haupthöhle mit schleimführenden Zellen und das Fehlen von Rezeptoren in Zusammenhang mit der dauernden Luftfüllung stehen. Als Hauptaufgabe der Zellen kann angesehen werden, das Epithel gegen Austrocknung zu schützen.

Die Ergebnisse der histologischen Untersuchung bestätigen die scharfe Trennung von Haupthöhle und Nebenhöhlen-system: nur die Nebenhöhle enthält

Riechzellen; die Haupthöhle ist mit einem spezifischen schleimführenden Zelltyp ausgekleidet, der in den anderen Nasenräumen nicht auftritt.

#### IV. Das Jacobsonsche Organ

Die Bedeutung des Jacobsonschen Organs bei den Amphibien ist ungeklärt. MATTHES (1926) konnte bei *Triturus* durch Durchschneidung des zum Jacobsonschen Organ führenden Nerven nachweisen, daß bei Ausfall des Organs das Riechvermögen an der Luft und im Wasser nicht beeinträchtigt wird. Weitere Angaben liegen nicht vor. SEYDEL (1895) schließt auf Grund anatomischer Gegebenheiten, daß das Jacobsonsche Organ der chemischen Prüfung der in der Mundhöhle enthaltenen Luft diene.

Das Jacobsonsche Organ mündet bei *Xenopus* nahe der Choane in die Haupthöhle. Von dieser ist es durch einen engen Spalt getrennt, der dem gut verschließbaren Durchgang zwischen Haupthöhle und Nebenhöhle in seinem histologischen Bau sehr ähnlich ist. In beiden Fällen ist das Epithel durch den Reichtum an schleimführenden Becherzellen desselben Typs gekennzeichnet. Der Riechzellen führende Teil des Jacobsonschen Organs beschränkt sich auf das blinde Ende des caudalen Abschnittes der Einfaltung (Abb. 13). Der unter der Haupthöhle liegende vordere Abschnitt des Jacobsonschen Organs reagiert nicht auf Trypanblau.

Der mit dem Durchgang in der ventralen Grenzfalte übereinstimmende Bau des Einganges deutet darauf hin, daß das Jacobsonsche Organ in ähnlicher Weise gegen die Haupthöhle verschlossen werden kann. Da die Mündung nahe der Choane liegt, ist es durchaus möglich, daß unter Wasser der Zugang geöffnet ist und das in der Mundhöhle enthaltene Wasser entsprechend den Vorstellungen von SEYDEL (1895) in das Innere

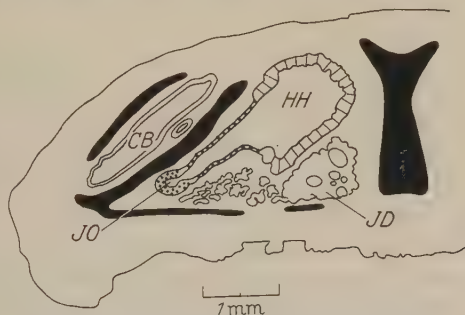


Abb. 13. Querschnitt durch den rechten Teil der Nase des Krallenfrosches im Bereich des Jacobsonschen Organs. Riechepithel punktiert; durch Schleimbecher gekennzeichnetes Epithel dick schraffiert; typisches Epithel der Haupthöhle dünn schraffiert; indifferentes Epithel der Nebenhöhle weiß; Knorpel schwarz. CB caudaler Blindsack der Nebenhöhle; HH Haupthöhle; JD Jacobsonsche Drüse; JO Jacobsonsches Organ

des Jacobsonschen Organs gelangt; der oberhalb liegende Teil der Haupthöhle bleibt luftgefüllt. Eine Verbindung zwischen Jacobsonischem Organ und der Nebenhöhle scheidet nach den Lageverhältnissen aus. Von den Pulsationen der Nebenhöhle dürfte es schon deshalb nicht erfaßt werden, weil es innerhalb der Knorpelspange liegt, die die Nebenhöhle von der Haupthöhle trennt.

### E. Die biologische Bedeutung des Geruchssinnes

Die biologische Bedeutung des Geruchssinnes beim Krallenfrosch hat bereits KRAMER (1933) ausführlich behandelt. Er beschreibt Reaktionen auf geringste Spuren von Futterduft (Mehlwurmextrakt) und zeigt, daß *Xenopus* sich in einem Konzentrationsfeld nach Versuch und Irrtum zur Duftquelle hin zu orientieren vermag.

Daß die vorliegenden Untersuchungen das Geruchsorgan des Krallenfrosches als wenig empfindlich kennzeichnen, widerspricht diesen Befunden nicht. Auch für die Elritze, deren Schwellenwerte denen von *Xenopus* sehr nahe liegen (Tabelle 5), ist der Geruchssinn biologisch von großer Bedeutung, wie die Reaktionen auf den in der Haut enthaltenen

Schreckstoff zeigen. Die Komplizierung des Nasenbaues von *Xenopus* im Vergleich zu den anderen daraufhin untersuchten Amphibien darf jedoch nicht im Hinblick auf eine Leistungssteigerung der Riechschärfe gesehen werden, sondern als Anpassung an das Wasserleben. Das Problem, Luftdurchgang bei der Respiration und dauernden Wasseraustausch in der Regio olfactoria nebeneinander zu ermöglichen, ist durch die Entwicklung zweier anatomisch scharf abgegrenzter und in der Funktion verschiedener Anteile der Nase gelöst. Eine ähnliche Funktionsteilung wurde bisher bei keinem Vertreter der Amphibien beobachtet.

Die biologische Bedeutung der geruchlichen Orientierung für *Xenopus* darf nicht überschätzt werden. Nur bei der Orientierung in einer Umgebung, die eine Reizung des Tastsinnes weitgehend ausschließt, dominiert der Geruch. Unter natürlichen Verhältnissen erkennt man, daß der Geruchssinn bei der Nahrungssuche fast ausschließlich der Fernwahrnehmung dient. Durch Futterduft alarmierte Tiere schwimmen in den meisten Fällen ungerichtet suchend umher und sprechen bei diesem Suchschwimmen auf Reizung des Seitenliniensystems an: sie verbeißen sich in Wasserpflanzen, die taktil wahrgenommen werden, oder gar in die Extremitäten anderer Tiere. In dieser Hinsicht unterscheiden sich geblendete und ungeblendete Tiere fast gar nicht, woraus die geringe Bedeutung des Gesichtssinnes bei dem Vorgang hervorgeht. KRAMER (1933) fand, daß *Xenopus* weder an Luft noch unter Wasser auf Grund des Baues seiner Augen ein scharfes Bild sehen kann. Die optische Orientierung scheint insbesondere der Alarmierung der an der Wasseroberfläche befindlichen Tiere durch in größerem Abstand erfolgende Bewegungen zu dienen.

Beim Hautwechsel, der beim Krallenfrosch in artcharakteristischer Weise erfolgt, wird die nach vorn abgestreifte Haut mit den Händen zusammengedrückt und sogleich gefressen. KRAMER (1933) vermutete, daß beim Hautwechsel Stoffe frei werden, die bei in der Nähe befindlichen Tieren Suchreaktionen auslösen. Diese Angabe ließ sich nicht bestätigen. In mehreren Versuchen wurde Wasser, in dem sich kurz zuvor ein Tier gehäutet hatte, in ein Becken mit anderen Tieren eingeleitet. In keinem Fall reagierten die Tiere auf das „Häutungswasser“. Dagegen löste wenig später einfließender sehr verdünnter Preßsaft von *Tubifex* heftige Suchreaktionen aus.

Das Seitenliniensystem ist beim Krallenfrosch das wichtigste Sinnesorgan, wie die Untersuchungen von KRAMER (1933) und DIJKGRAAF (1947, 1956) zeigen. Die geruchliche Orientierung ist im Zusammenwirken mit der Auswertung taktiler Reize von hervorragender Bedeutung; optische Reize dagegen dürften nur von untergeordneter Bedeutung sein. Da über den heimatlichen Lebensraum, natürliche Nahrung

und Feinde des Krallenfrosches keine Angaben vorhanden sind, kann das natürliche Zusammenwirken der Reize nur unvollkommen beurteilt werden.

### Zusammenfassung

1. Mit Hilfe von Futterdressuren wurden beim südafrikanischen Krallenfrosch *Xenopus laevis* (DAUDIN) die Wahrnehmungsschwellen für  $\beta$ -Phenyläthylalkohol,  $\gamma$ -Phenylpropylalkohol, Citral und  $\beta$ -Ionon bestimmt. Sie liegen in einem Konzentrationsbereich von  $1,5 \cdot 10^{13}$  Molekülen/cm<sup>3</sup> Wasser ( $\beta$ -Ionon) bis  $3 \cdot 10^{14}$  Molekülen/cm<sup>3</sup> Wasser ( $\gamma$ -Phenylpropylalkohol). Damit ist der Krallenfrosch zu den Tieren mit wenig empfindlichem Geruchsorgan zu stellen.

2. Bei einem Versuchstier wurde die Riechschärfe über einen Zeitraum von 18 Monaten kontrolliert. Die Leistungen sinken im Herbst leicht ab und haben ein deutlich ausgeprägtes Minimum im Februar-März. Danach verbessern sich die Leistungen wieder bis zum Mai um das 20—30fache.

3. Versuche mit einem Gemisch von Citral und  $\beta$ -Ionon ergeben einen Hinweis darauf, daß die beiden Stoffe sich bei der Reizung nicht vollständig ergänzen. Das Gemisch löst eine geringere Zahl von Reaktionen aus als die beiden Komponenten allein in entsprechender Konzentration.

4. Die Untersuchung des Ventilationsmechanismus der Nasenräume ergibt, daß nur die Nebenhöhle von den Nasenpulsationen erfaßt wird. Die anatomische Sonderung von Haupt- und Nebenhöhlensystem in der Nase von *Xenopus* und die Trennung ihrer Aufgaben findet innerhalb der Amphibien keine Parallele.

5. Die Nebenhöhle enthält dauernd Wasser, das die Duftstoffe an das Riechepithel heranträgt. Die Haupthöhle ist auch beim untergetauchten Tier mit Luft gefüllt; sie dient der Luftaufnahme in die Lungen als Durchgangsraum.

6. Der Zugang zu den beiden Kammersystemen wird durch die Stellung der ventralen Grenzfalte geregelt.

7. Durch supravitale Färbung mit Trypanblau wurde die Verteilung der Riechzellen untersucht. Die Frage der Spezifität der Färbung wird behandelt. Riechzellen finden sich in den Nebenhöhlen; die Haupthöhle ist mit indifferentem Epithel ausgekleidet. Die von *Rana* bekannten Typen der Riechstäbchen werden auch bei *Xenopus* nachgewiesen; ihre Verteilung in den Räumen der Nebenhöhle wird beschrieben.

8. Mit Hilfe von speziellen Schleimfärbungen wird die Sonderstellung der Haupthöhle weiterhin belegt: Sie ist von einem Epithel ausgekleidet, das durch Schleimgehalt in den distalen Zellabschnitten gekennzeichnet ist.

9. Das Jacobsonsche Organ enthält im caudalen Teil mit Trypanblau anfärbbare Rezeptoren. Der spaltförmige Eingang zum Jacobsonschen Organ ist mit Schleimzellen ausgekleidet.

### Literatur

- AUTRUM, H.: Über Energie- und Zeitgrenzen der Sinnesempfindungen. *Naturwissenschaften* **35**, 361—369 (1948).
- BORN, G.: Über Nasenhöhle und Tränennasengang der Amphibien. *Morph. Jb.* **2**, 577—643 (1876).
- BRUNER, H. L.: Jacobson's organ and the respiratory mechanism of amphibians. *Morph. Jb.* **48**, 157—165 (1914).
- BUDDENBROCK, W. v.: Vergleichende Physiologie. I. Sinnesphysiologie. Basel 1952.
- BURGERS, A. C. J.: Optomotor reactions of *Xenopus laevis*. *Physiol. comp.* ('s-Grav.) **2**, 272—281 (1952).
- COPELAND, M.: The olfactory reactions of the spotted newt *Diemyctilus viridescens*. *J. anim. Behav.* **3**, 260—273 (1913).
- DIJKGRAAF, S.: Über Reizung des Ferntastsinnes bei Fischen und Amphibien. *Experientia* (Basel) **3**, 206—208 (1947).
- Elektrophysiologische Untersuchungen an der Seitenlinie von *Xenopus laevis*. *Experientia* (Basel) **12**, 276—278 (1956).
- DOGIEL, A.: Über den Bau des Geruchsorgans bei Fischen und Amphibien. *Biol. Zbl.* **6**, 421—428 (1886).
- Über den Bau des Geruchsorgans bei Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien. *Arch. mikr. Anat.* **29**, 74—139 (1887).
- EIBL-EIBESFELDT, I.: Über Vorkommen von Schreckstoffen bei Erdkrötenquappen. *Experientia* (Basel) **5**, 236 (1949).
- FÖSKE, H.: Das Geruchsorgan von *Xenopus laevis*. *Z. Anat. Entwickl.-Gesch.* **103**, 519—550 (1934).
- FRISCH, K. v.: Sinnesphysiologie der Wassertiere. *Verh. dtsch. zool. Ges.* **29**, 21—42 (1924).
- Die Bedeutung des Geruchssinnes im Leben der Fische. *Naturwissenschaften* **29**, 321—333 (1941).
- GAUPP, E.: Anatomie des Frosches, 2. Aufl. Braunschweig 1904.
- GERTZ, W.: Geruchsdressuren und Reizschwellenbestimmungen an Tritonen. *Z. vergl. Physiol.* **25**, 389—426 (1938).
- GÖZ, H.: Über den Art- und Individualgeruch bei Fischen. *Z. vergl. Physiol.* **29**, 1—45 (1942).
- GRUCH, W.: Über die Riechfähigkeit bei Wanderratten. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **67**, 65—80 (1957).
- HAINER, R. M., A. G. EMSLIE and A. JACOBSON: An information theory of olfaction. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **58**, 158—174 (1954).
- HERTER, K.: Die Physiologie der Amphibien. *Handbuch der Zoologie*, Bd. 6. Berlin 1941.
- KRAMER, G.: Untersuchungen über die Sinnesleistungen und das Orientierungsverhalten von *Xenopus laevis* Daud. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **52**, 629—676 (1933).
- KRINNER, M.: Über die Geschmacksempfindlichkeit der Elritzen. *Z. vergl. Physiol.* **21**, 317—342 (1935).

- MATTHES, E.: Das Geruchsvermögen von *Triton* bei Aufenthalt unter Wasser. Z. vergl. Physiol. **1**, 57—83 (1924).
- Das Geruchsvermögen von *Triton* bei Aufenthalt an Land. Z. vergl. Physiol. **1**, 590—606 (1924).
- Die Rolle des Gesichts-, Geruchs- und Erschütterungssinnes für den Nahrungserwerb von *Triton*. Biol. Zbl. **44**, 72—87 (1924).
- Die physiologische Doppelnatur des Geruchsorgans der Urodelen im Hinblick auf seine morphologische Zusammensetzung aus Haupthöhle und Jacobson-schem Organ. Z. vergl. Physiol. **4**, 81—102 (1926).
- MÜLLER, A.: Quantitative Untersuchungen am Riechepithel des Hundes. Z. Zellforsch. **41**, 335—350 (1955).
- NEUHAUS, W.: Über die Riechschärfe des Hundes für Fettsäuren. Z. vergl. Physiol. **35**, 527—552 (1953).
- Die Riechschwellen des Hundes für Ionon und Äthylmercaptan und ihr Verhältnis zu anderen Riechschwellen bei Hund und Mensch. Z. Naturforsch. **9b**, 560—567 (1954).
- Die Unterscheidung von Duftquantitäten bei Mensch und Hund nach Versuchen mit Buttersäure. Z. vergl. Physiol. **37**, 234—252 (1955).
- Die Form der Riechzellen des Hundes. Naturwissenschaften **42**, 374—375 (1955).
- Die Riechschwellen von Duftgemischen beim Hund und ihr Verhältnis zu den Schwellen unvermischter Duftstoffe. Z. vergl. Physiol. **38**, 238—258 (1956).
- Wahrnehmungsschwelle und Erkennungsschwelle beim Riechen des Hundes im Vergleich zu den Riechwahrnehmungen des Menschen. Z. vergl. Physiol. **39**, 624—633 (1957).
- Die Veränderungen der Riechschärfe des Hundes durch orale Duftstoffgaben. Z. vergl. Physiol. **41**, 221—241 (1958).
- , u. A. MÜLLER: Das Verhältnis der Riechzellenzahl zur Riechschwelle beim Hund. Naturwissenschaften **41**, 237 (1954).
- NEURATH, H.: Über die Leistung des Geruchssinnes bei Elritzen. Z. vergl. Physiol. **31**, 609—626 (1949).
- NICHOLAS, J. S.: The reactions of *Amblystoma tigrinum* to olfactory stimuli. J. exp. Zool. **35**, 257—281 (1922).
- OTTOSON, D.: Analysis of the electrical activity of the olfactory epithelium. Acta physiol. scand. **35**, Suppl., 122 (1956).
- Comparison of slow potentials evoked in the frog's nasal mucosa and olfactory bulb by natural stimulation. Acta physiol. scand. **47**, 149—159 (1959).
- RISSER, J.: Olfactory reactions in amphibians. J. exp. Zool. **16**, 617—652 (1914).
- SCHIMENZ, F.: Über den Farbensinn der Fische. Z. vergl. Physiol. **1**, 175—220 (1924).
- SCHIMMLER, F.: Untersuchungen über das Formensehen von *Xenopus laevis* Daudin. Diss. München 1952.
- SCHWARZ, R.: Über die Riechschärfe der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **37**, 180—210 (1955).
- SEKI, M.: Vitalfärbung des Riechepithels der Maus mit Trypanblau. Z. Zellforsch. **31**, 218—223 (1941).
- SEYDEL, O.: Über die Nasenhöhle und das Jacobsonsche Organ der Amphibien. Morph. Jb. **23**, 453—543 (1895).
- SKRAMLIK, E. v.: Über die zur minimalen Erregung des menschlichen Geruchs- bzw. Geschmackssinnes notwendigen Molekülmengen. Pflügers Arch. ges. Physiol. **250**, 702—716 (1948).

- TEICHMANN, H.: Vergleichende Untersuchungen an der Nase der Fische. Z. Morph. Ökol. Tiere **43**, 171—212 (1954).
- Das Riechvermögen des Aales. Naturwissenschaften **44**, 242 (1957).
- Geruchsdressuren beim Aal (*Anguilla anguilla* L.). Verh. dtsh. Zool. Ges. Graz 1957, S. 298—303, 1958.
- Über die Leistungen des Geruchssinnes beim Aal [*Anguilla anguilla* (L.)]. Z. vergl. Physiol. **42**, 206—254 (1959).
- VOS, H. J.: Über die Atembewegungen und den Schnüffelmanismus (Kehloszillationen) bei Reptilien und Amphibien. Zool. Anz. **115**, 142—144 (1936).
- Atmung und Geruchssinn bei Reptilien und Amphibien. Diss. Groningen 1936. Ref. in Ber. wiss. Biol. A **39**, 404—405 (1936).
- WAERDEN, B. L. VAN DER: Mathematische Statistik. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1957.
- WILLEM, V.: Les manoeuvres respiratoires chez *Xenopus*. Bull. Cl. Sci. Acad. roy. Belg., V. Ser. **16**, 974—978 (1930).

Dr. HELMUT ALTNER, München 2, Zoologisches Institut der Universität,  
Luisenstr. 14

### *Lebenslauf*

Am 27. 7. 1934 wurde ich als Sohn des Dipl.-Chemikers Dr. Wilhem Altnr und seiner Ehefrau Dorothea, geb. Liebich, in Breslau geboren. Im Jahre 1937 zogen meine Eltern nach Opladen im Rheinland, wo ich die Volksschule und 1945—1954 das Naturwissenschaftliche Gymnasium bis zum Abitur besuchte. Im Sommersemester 1954 begann ich das Studium an der Universität München. Ich hatte ein Stipendium der Studienstiftung des Deutschen Volkes. Zum Herbsttermin 1959 legte ich das Staatsexamen in den Fächern Biologie, Chemie und Geographie ab. Im Sommer 1958 begann ich die vorliegende Dissertationsarbeit.

